

Kuolleen puun lahoamisnopeus luonnontilaisessa pohjoisborealisessa metsässä

Helsingin yliopisto
Maisterintutkielma
Maatalous-metsätieteellinen tiedekunta
Metsätieteiden osasto
Metsien ekologia ja käyttö
Toukokuu 2020
Tapio Kara



| | | | |
|--|--|--|---|
| Tiedekunta - Fakultet - Faculty Maa- ja metsätaloustieteellinen | | Laitos - Institution - Department Metsätieteiden laitos | |
| Tekijä - Författare - Author Tapio Kara | | | |
| Työn nimi - Arbetets titel Lahopuun lahoamisnopeus luonnontilaisessa pohjoisborealisessa metsässä | | | |
| Oppiaine - Läroämne - Subject Metsien ekologia ja käyttö | | | |
| Työn laji/ Ohjaaja - Arbetets art/Handledare - Level/Instructor Pro gradu -tutkielma / Tuomas Aakala | | Aika - Datum - Month and year 05/2020 | Sivumäärä - Sidoantal - Number of pages 44 s. |
| Tiivistelmä - Referat - Abstract <p>Pohjois-borealisessa metsässä puun lahoaminen on hidas prosessi, joka vaikuttaa merkittävästi metsän rakenteeseen, dynamiikkaan ja kasvuolosuhteisiin. Hajotessaan lahopuu tuottaa vettä ja hiilidioksidia ja tarjoaa ravinteikkaan kasvupaikan kasveille, pieneliöille ja mikrobeille. Metsikön rakenteen muutoksen ja hiilen kierron ymmärtämiseksi tulee lahopuudynamiikkaa tutkia luonnontilaisessa metsässä.</p> <p>Tämän tutkimuksen tavoitteena oli selvittää kuolleen pysty- ja maalahopuun lahoamisnopeutta luonnontilaisessa metsässä. Lahopuut luokiteltiin viiteen laholuokkaan niiden lahoamisasteen perusteella ja laskettiin puiden viipymäaika kussakin laholuokassa. Lahoamisnopeus määritettiin lahopuun siirtymisellä näiden luokkien välillä iän funktiona. Lisäksi laskettiin pystyyn kuolleiden puiden kaatumistodennäköisyys vertaamalla pystyssä olevien lahopuiden määrää kaikkiin lahopuihin ja suhteuttamalla se viipymän pituuteen. Tulosten esittelyä varten laholuokista muodostettiin kolme eriasteisesti lahonnutta luokkaa: Tuore lahopuu, keskinkertaisesti lahonnut ja merkittävästi lahonnut.</p> <p>Lahopuuaineistoa kerättiin kolmesta paikasta; Värriön ja Maltion luonnonpuistoista sekä Venäjän Kazimista. Koealoja oli yhteensä 48 kappaletta. Koealoilta mitattiin kaikki rinnankorkeusläpimitaltaan yli 10 cm kuolleet puut. Pystypuista kairattiin lustonäyte, maapuista sahattiin kiekkonäyte, joista puiden kuolinvuodet ajoitettiin dendrokronologisin menetelmin. Yhteensä 519 rungosta saatiin määritettyä kuolemisesta kulunut aika. Puulajeina oli mänty (<i>Pinus sylvestris</i>), kuusi (<i>Picea abies</i>) ja koivu (<i>Betula</i> spp.). Lahoamisnopeutta tarkasteltiin luomalla graafinen kuvaaja ajan funktiona, jonka avulla voitiin ennustaa kuinka kauan mittaustilanteessa löydetty lahopuusto lahoaa.</p> <p>Männyn lahoaminen näyttäytyi merkittävästi hitaampana kuin kuusen ja koivun. Männyn pystylahopuista lahosi 95 % totaalisesti tai siirtyi kolmanteen, merkittävästi lahonneeseen laholuokkaan 210 vuodessa, kuusella vastaava lahoaminen kesti 85 ja koivulla 105 vuotta. Männyn maapuiden vastaava 95 % osuus vei 140 vuotta, kuusella 85 ja koivulla 105 vuotta. Tulosten perusteella pohjoisborealisessa metsässä pystyynkuolleiden puiden vuosittainen kaatumistodennäköisyys on pieni, vaihdellen 0 - 3 % välillä.</p> <p>Hidas, jopa 200 vuotta kestävä lahoamisprosessi on merkittävä tekijä pohjoisborealisessa metsässä ja vaikuttaa pitkällä aikavälillä kokonaisvaltaisesti ympäristönsä rakenteeseen ja dynamiikkaan.</p> | | | |
| Avainsanat - Nyckelord maalahopuu, pystylaho, lahoamisnopeus, luonnontilainen, pohjoisboreaalinen | | | |
| Säilytyspaikka - Förvaringsställe - Where deposited Helsingin yliopiston kirjasto, Viikin kirjasto | | | |
| Muita tietoja - Övriga uppgifter - Additional information Ohjaaja: Tuomas Aakala (MMT, Helsingin yliopisto) | | | |



| | | | |
|---|--|--|---|
| Tiedekunta - Fakultet - Faculty Faculty of Agriculture and Forestry | | Laitos - Institution - Department Department of Forest Sciences | |
| Tekijä - Författare - Author Tapio Kara | | | |
| Title The decay rate of dead wood in unmanaged boreal forest | | | |
| Oppiaine - Läroämne - Subject Forest ecology and management | | | |
| Työn laji/ Ohjaaja - Arbetets art/Handledare - Level/Instructor Master's Thesis / Tuomas Aakala | | Aika - Datum - Month and year 5/2020 | Sivumäärä - Sidoantal - Number of pages 44 p. |
| Tiivistelmä - Referat - Abstract <p>The slow process of wood decay has a significant role in the structure, dynamics and circumstances of growth in the northern boreal forest. Coarse woody debris (CWD) provides a nutritious habitat for plants, microorganisms and microbes and acts as carbon storage. To understand structural changes of the forest and the carbon cycle must the dynamics of the CWD be studied in unmanaged forests.</p> <p>The rate of the decay was studied in unmanaged boreal forests in northern Finland and Russia. Dead trees were classified into 5 decay classes and calculated their residence time in each class. The rate of decay was then determined by the time of transitions between the classes. The possibility of a snag falling was determined by comparing the proportion of snags and their residence time in each class. The results are presented with three formed decay classes: fresh, intermediate and advanced.</p> <p>The data was collected from three places; the Finnish nature reserves of Värriö and Maltio and Kazkim, Russia. Total of 48 plots were sampled and all dead trees with d.b.h above 10cm were measured, species included Scots pine (<i>Pinus sylvestris</i>), Norway spruce (<i>Picea abies</i>) and Birch (<i>Betula spp.</i>) The year of death of a total 519 trees was dendrochronologically cross-dated. The rate of decay was examined by creating a model to predict the time it takes for CWD to decay.</p> <p>The decay rate for Scots pine was significantly slower than for Norway spruce or Birch. It took 210 years for 95 % of Scots pine snags to decompose completely or to move to the last decay class, 85 years for Norway spruce and 105 years for Birch, respectively. The probability of a snag falling was small ranging between 0 - 3 %.</p> <p>Long lasting decaying process plays a tremendous role in a forest structure, dynamics and habitat. CWD is an essential part of natural forest environment and a major carbon storage.</p> | | | |
| Keywords down dead wood, snag, CWD, rate of decay, unmanaged, boreal forest | | | |
| Säilytyspaikka - Förvaringsställe - Where deposited Viikki Science Library, Department of Forest Sciences | | | |
| Muita tietoja - Övriga uppgifter - Additional information | | | |

Sisällysluettelo

| | | |
|-----|--|----|
| 1 | JOHDANTO | 1 |
| 1.1 | Lahopuun merkitys ja hiilen kierto..... | 1 |
| 1.2 | Lahopuun synty | 3 |
| 1.3 | Lahopuun määrä..... | 4 |
| 1.4 | Lahoamisnopeus | 5 |
| 1.5 | Laholuokittelu..... | 7 |
| 1.6 | Tutkimuksen tavoitteet..... | 8 |
| 2 | AINEISTO | 9 |
| 2.1 | Aineiston yleiskuvaus | 9 |
| 2.2 | Aineiston keruun menetelmät | 9 |
| 2.3 | Koealoilta mitatut tiedot | 10 |
| 2.4 | Lahopuuluokitus..... | 11 |
| 2.5 | Aineiston käsittely | 13 |
| 3 | MENETELMÄT | 14 |
| 3.1 | Kuolinvuoden ajoitus..... | 14 |
| 3.2 | Siirtymäiän määrittäminen | 15 |
| 3.3 | Kaatumistodennäköisyys | 17 |
| 3.4 | Laholuokittainen siirtyminen..... | 19 |
| 3.5 | Tasapainotila ja häiriösykli..... | 20 |
| 4 | TULOKSET | 21 |
| 4.1 | Pystypuiden lahoamisnopeudet..... | 21 |
| 4.2 | Maapuiden lahoamisnopeudet..... | 23 |
| 4.3 | Lahopuuston tasapainotila..... | 25 |
| 4.4 | Häiriösyklit | 28 |
| 5 | TULOSTEN TARKASTELU | 31 |
| 5.1 | Pystypuiden kaatumistodennäköisyys | 31 |
| 5.2 | Lahoamisnopeus | 31 |
| 5.3 | Lahopuuston tasapainotila..... | 33 |
| 5.4 | Häiriöiden vaikutus lahopuustoon | 34 |
| 5.5 | Eroavaisuudet puulajien välillä..... | 35 |
| 5.6 | Tulosten luotettavuus..... | 36 |

| | | |
|---|----------------------|----|
| 6 | JOHTOPÄÄTÖKSET | 38 |
| 7 | LÄHTEET | 39 |

1 Johdanto

1.1 Lahopuun merkitys ja hiilen kierto

Puun fysiologinen kuolema ei tarkoita puun merkityksellisyyden kuolemaa. Kuolemansa jälkeen puulla voi olla jopa elinaikaansa suurempi ja pitkäkestoisempi ekologinen merkitys elinympäristölleen. Lahopuuksi puu muuttuu, vasta, kun puussa ei ole lainkaan elävää solukkoa jäljellä, vaikka kauan tätä ennen puu on voinut vaikuttaa ihmisen silmin täysin laholta (Franklin ym. 1987). Puun luonnollinen kuolemaan johtava muutos voi tapahtua äkillisesti esimerkiksi myrskyn kaataessa puun tai hitaasti esimerkiksi puun luontaisen eliniän lähestyessä tai hävityn kilpailutilanteen vuoksi. Usein puun kuolemaan johtava prosessi on monimuotoinen tapahtumien summa, johon liittyy monet eri lailla vaikuttavat biototiset ja abiototiset tekijät (Stokland ym. 2012).

Lahopuuta syntyy metsään luontaisen poistuman lisäksi erilaisten häiriöiden seurauksena. Häiriöiden voimakkuus ja suuruusluokka vaihtelee, pienialaisesta myrskytuhosta laajaan metsäpaloon tai hyönteisepidemiaan, ja on vaikeasti ennustettavissa. Aakala (2011) korostaa metsän luontaisen dynamiikan ymmärtämistä, jotta siihen elimellisenä osana kuuluvaa lahopuuston määrää ja laatua voitaisiin paremmin tutkia ja hyödyntää. Lahopuun laatu käsittää muun muassa puulajin, kuolemasta kuluneen ajan ja puun koon ja lahopuuasennon eli lahoako puu pystyssä vai maahan kaatuneena.

Lahopuulla sen monessa muodossa on merkittävä rooli metsäekosysteemissä elinympäristönä, kasvualustana sekä ravinto- ja hiilivarastona. (Franklin ym. 1987). Pysty- ja maapuut, oksat ja kannot muodostavat tärkeän komponentin osana monimuotoista ja rikasta ekosysteemiä ja muodostavat myös osan metsäekosysteemin fyysistä rakennetta vaikuttaen esimerkiksi ympäristönsä tuuli- valo- ja kosteusoloihin. (Harmon ym. 1986, Krankina ja Harmon 1995). Myös elävässä puussa voi olla lahoa, josta hyötyvät monet saproksyyililajit eli lajit, jotka selviytyäkseen vaativat lahopuuta. Havupuiden pihka ja luontaiset torjunta-aineet tukkivat puun kuoren haavakohdat jopa muutaman tunnin sisällä ja pys-

tyvät ehkäisemään lahottajasienten kasvun, mutta lehtipuilla rikkoontuneeseen kohtaan saattaa ehtiä lahottajalajeja (Franklin ym. 1986, Stokland ym. 2012).

Lahopuudynamiikan, lahopuun synnyn sekä määrän ja laadun vaihtelun, ymmärtäminen on tärkeää suunniteltaessa kestävää ja monimuotoista metsäympäristöä ja ennustettaessa ympäristön hiilenkiertoa (Franklin ym. 1986). Lahoava puuainekes tarjoaa elinympäristön tuhansille saproksyyililajeille, joiden lajisto ja runsaus riippuvat lahopuun määrästä ja runkokoosta sekä lahonneen puuainekes iästä (Siitonen ym. 2001). Aakala ym. (2008) selvittivät pystyyn kuolleiden lahopuiden määrää ja vaikutusta metsän rakenteeseen ja havaitsivat pystylahopuiden ja häiriöiden suuren merkityksen luonnontilaisessa metsässä. Myös talousmetsissä toimiessa ja pyrittäessä kestävään ekosysteemiin huomioonottavaan toimintaan, tulee ymmärtää lahopuuston merkitys luonnontilaisen metsän dynamiikassa (Kuuluvainen, 2002).

Puun lahoaminen on hidas prosessi, joka boreaalisella vyöhykkeellä, riippuen ympäristöolosuhteista ja sitä kautta hajottajien aktiivisuudesta, kestää tyypillisesti 50–100 vuotta (Stokland ym. 2012). Puun rakenteen voidaan karkeasti sanoa muodostuvan kolmesta eri osasta; selluloosasta, hemiselluloosasta ja ligniinistä. Yhdessä nämä aineet kykenevät muodostamaan mekaanisesti hyvin vahvan rakenteen, kuten puun rungon, jonka kuivapainosta on keskimäärin 40 - 50 % selluloosaa, 25 - 40 % hemiselluloosaa ja 18 - 35 % ligniiniä. Aineiden määrät ja suhteet vaihtelevat lehti- ja havupuiden sekä lajien välillä (Stokland ym. 2012, Mäkipää ym. 2017). Erilaiset sienilajit, erityisesti kantasienten (*Basidiomycota*) kaareen kuuluvat lajit ovat pääasiallisia puun lahottajia. Lahottajat ovat kehittäneet lukemattomia erilaisia entsyymejä, jotka nopeuttavat lahoamisprosessia. Selluloosan, hemiselluloosan ja ligniinin hajottamiseen ovat erikoistuneet eri sienilajit ja niiden muodostamat entsyymit (Stokland ym. 2012).

Mäkipään ym. (2017) tutkimuksen mukaan lahoamisen aikana kuusivaltaisessa vanhassa metsässä saattaa esiintyä lähes kaksi tuhatta sienilajia, joista sadat esiintyvät ainoastaan vanhassa lahopuussa. Sienilajien määrä on huomattavasti suurempi pidempään lahonneissa puissa kuin nuorissa lahopuissa. Lahottamis-

prosessiin boreaalisella vyöhykkeellä osallistuvat myös monet selkärangattomat, kuten kovakuoriasiet (*Coleoptera*). Selkärangattomien syömät urat ja kovertamat pesimäkolot rikkovat lahopuuta, heikentävät selluloosan kiteisyyttä ja edesauttavat lahottajasieniä tunkeutumaan syvemmälle ja tehokkaammin puuhun (Stokland ym. 2012).

Yksi tämän vuosituhannen merkittävimmistä puheenaiheista on ollut hiilidioksidin määrä ilmakehässä ja hiilen kierto ympäristössä. Puihin on sitoutunut hiiltä ilmakehästä ja metsät toimivat merkittävänä hiilinieluinä. Suomen puustoon on arvioitu sitoutuneen noin 700 miljoonaa tonnia hiiltä (Liski ym. 2011). Lahopuussa puuhun vuosikymmenten tai -satojen aikana sitoutunut hiili hajoaa hitaasti ja viivyttaa hiilenkiertoa takaisin ilmakehään (Krankina ja Harmon 1995). Lahoamisen aikana lahottajat toiminnallaan käyttävät kasvin hiilestä rakentaman puuaineksen omiin tarpeisiinsa ja hiljalleen osa puuhun sitoutuneesta hiilestä kaasuuntuu hiilidioksidiksi ja rungon halkeillessa pääsee vapautumaan ilmakehään (Krankina ja Harmon 1995, Stokland ym. 2012).

Hiilen lisäksi lahopuusto näyttelee merkittävää roolia typenkierrossa metsäekosysteemeissä (Mäkipää ym. 2017). Typen määrällä on suuri merkitys puun kasvuun ja kangasmetsissä sen puute on ensisijainen kasvurajoite (Nissinen ja Hari 1998.). Typpeä kertyy lahopuuhun sekä ilmakehästä että maaperästä. Lahopuussa elää ilmakehän typpeä hyödyntävät bakteerit ja maaperästä typpeä kuljettavat lahottajasienet (Nissinen ja Hari 1998, Mäkipää ym. 2017, Rinne ym. 2017).

1.2 Lahopuun synty

Eläessään puu rakentaa itselleen suojan häiriöitä ja lahoamista vastaan. Ensisijainen este lahottajille on puun kuori, joka voidaan jakaa ulko- ja sisäkaarnaan, jotka suojaavat puuta sekä mekaanisesti että kemiallisesti. Puuaineessa tuotettavat pihka ja erilaiset antimikrobiset yhdisteet suojaavat puuta lahottajilta, kunnes niiden tuotanto lakkaa puun kuollessa (Harmon ym. 1986). Kuoleman jälkeen suojamekanismit eivät pysty estämään lahottajien hyökkäystä ja lahoaminen leviää. Puun lahoamisprosessi pystytään mallintamaan ja jakamaan eri vaiheisiin. Lahoamisen aikana puu menettää massaa ja tilavuutta ja sen tiheys

pienenee. Puun kosteuspitoisuus nousee tasaisesti, koska vesi on yksi lahoamisprosessin lopputuotteista (Harmon ym. 1986, Stokland ym. 2012).

Lahopuu syntyy, kun elävä puu kuolee. Puun kuolinsyytä voidaan pitää yhtenä tärkeimpänä yksittäisenä syynä siihen, minkälainen prosessi puun lahoaminen tulee olemaan (Stokland ym. 2012). Puulajin perusteella voidaan tehdä alustavia ennusteita lahopuun laadusta; maanpinnan mukaisesti juurensa kasvattavien puiden voi olettaa kaatuvan todennäköisemmin kuoleman jälkeen kuin syvän juuren muodostavien lajien (Siitonen ym. 2000). Kuitenkin Holeksa (2001) huomasi, että myös matalajuuriset kuuset saattavat tietyllä maaperällä pysyä suurella todennäköisyydellä pystyssä kuoleman jälkeen. Puuta lahottavat sienilajit muuttavat puuainesta eri tavoin ja lopputuloksena syntyy erilaista lahoa. Lahot voidaan luokitella kolmeen pääryhmään; valko- ruskea- ja katkolaho, jota kutsutaan myös pehmytlahoksi. Esimerkiksi valkolahoa tuottavat sienilajit saattavat elää puun elävässä solukossa eli mantopuussa. Puun kasvaessa ja solukon kuivuessa sienirihmasto kykenee kehittymään ja aloittaa lahottamisen (Boddy 1994, Stokland ym. 2012). Suomen ilmasto-oloissa puuston tärkeimpänä lahottajana toimivat eri ruskealahoa tuottavat sienilajit (Renvall 1995).

1.3 Lahopuun määrä

Etelä-Suomessa luonnontilaisessa metsässä lahopuuta voi olla 60-120m³ hehtaaria kohden, pohjoisessa noin 50-80m³ (Sippola ym. 1998, Siitonen 2001). Talousmetsissä lahopuuta on keskimäärin 3,8m³ etelässä ja 8m³ Pohjois-Suomessa (Korhonen ym. 2017). Sippola ym. (1998) mukaan elävän ja kuolleen puun määrän välillä Suomen Lapissa on vahva korrelaatio; korkeaa puutuotantoa ylläpitävässä luonnontilaisessa metsässä oli myös enemmän lahopuuta kuin vähäkasvuisella paikalla. Toisaalta Gibb ym. (2007) eivät löytäneet merkittävää eroa lahopuun määrässä verratessaan harvennettua metsää avohakkuualueeseen Ruotsin Lapissa. Eroa löytyi vain laholuokista, avohakkuualueilta löytyi pääsääntöisesti vain tuoreimpaan laholuokkaan kuuluvaa lahopuuta.

Aakala (2010) kuvasi lahopuuluokittaista tasapainotilaa, jolla voidaan kuvata mittaushetkellä vallitsevan lahopuun määrän ja laadun kehitystä tasaisella ja jatkuvalla lahopuun muodostumisella. Tasapainotila kuvaa lahopuun määrän

kehitystä esimerkiksi luonnollisessa kilpailutilanteessa, jossa vähäinen määrä puita kuolee tasaisin välein. Tasapainotilan lisäksi voidaan mallintaa paremmin luonnonolosuhteita kuvaava häiriömalli, jossa alueelle syntyy viiden vuoden välein yksi yksikkö kuollutta puuta ensimmäiseen pystylaholuokkaan kuvaamaan kilpailutilanteessa jatkuvasti kuolevaa puuainesta sekä 50 vuoden välein 10 yksikköä ensimmäiseen maalaholuokkaan kuvaamaan laajempaa, mutta harvinaisempaa myrskytuhoa.

1.4 Lahoamisnopeus

Luontaisen poistuman ja häiriöiden seurauksena syntyneen lahopuun lahoamisnopeus vaikuttaa lahopuun laatuun ja sitä kautta lahopuusta riippuvaisiin saproksyyililajeihin. Puun lahoaminen on hidas prosessi, joka boreaalisella vyöhykkeellä kestää tyypillisesti 50–100 vuotta (Stokland ym. 2012). Erilaiset sienilajit, erityisesti kantasienten (*Basidiomycota*) kaareen kuuluvat lajit ovat pääasiallisia puun lahottajia. Lahottajat ovat kehittäneet lukemattomia erilaisia entsyymejä, jotka nopeuttavat lahoamisprosessia (Stokland ym. 2012).

Puuaineksen lahoamisen on aiemmin oletettu olevan vakionopeudella etenevä prosessi (Krankina ja Harmon 1995), mutta uudemmat tutkimukset, esimerkiksi Mäkinen ym. (2006) ja Holeksa ym. (2008), ovat osoittaneet pitkäaikaisilla tutkimusaloilla lahoamisnopeuden muuttuvan lahoamisen eri vaiheissa. Holeksan ym. (2008) mukaan lahoamisnopeus on vahvasti riippuvainen puun koosta; läpimitaltaan suuremmat puut lahoavat pienempiä hitaammin. Toisaalta Holeksa ym. (2008) osoittivat pienten puiden lahoamisen olevan kuitenkin hitaampaa lahoamisen alkuvaiheessa. Lauhkean vyöhykkeen lahopuututkimuksista koonnin tehneet Harmon ym. (1986) toteavat puun koon vaikutuksen lahoamisnopeuteen olevan osin ristiriitainen, mutta kallistuvat uskomaan suuremman runkokoon vaikuttavan negatiivisesti lahoamisnopeuteen johtuen muun muassa hajottajien mahdollisuuksista hyökätä vanhempaan ja paremmin suojautuneeseen kuin pieneen, ohutkuoriseen puuhun. Myös sydänpuun määrän kasvaessa hajottajien toiminta on hitaampaa (Harmon ym. 1986). Kyseisessä katsauksessa muistutetaan, että koon korrelaatio lahoamisnopeuteen vaatii suurta näytemäärää. Holeksan ym. (2008) pienten puiden hitaampaan lahoamiseen heti kuoleman jälkeen voi olla syynä pienten puiden jääminen irti maanpinnasta kaatumi-

sensa jälkeen ehjien oksien avulla. Tällöin maakosteus ja lahottajat eivät pääse nopeuttamaan lahoamista

Lehti- ja havupuilla on selkeä rakenteellinen ero; havupuissa vesi kulkee vertikaalisesti trakeidien sisällä ja lehtipuilla hienostuneemmissa ja tehokkaammissa putkilosoluissa, koska yleistäen lehtipuut tarvitsevat enemmän vettä ylläpitääkseen lehtien toimintaa yllä (Schwarze ym. 2000). Lehtipuiden lahoamisnopeuden mittaamisen tekee haastavaksi niiden ominaisuus lahota jo eläessään. Lehtipuu saattaa lahota ontoksi ja jatkaa kasvuaan vuosikymmeniä, kunnes lopulta kuolee, jonka jälkeen puun lahoaminen voi olla nopeata, koska lahoamisprosessi on jo pitkällä. Lehtipuiden on todettu yleisesti lahoavan hieman havupuita nopeammin, mutta aihe kaipaisi lisätutkimusta (Krankina ja Harmon 1995, Mäkinen ym. 2006).

Mäkisen ym. (2006), tutkimuksen mukaan lahoamisnopeus muuttuu lahoamisen eri vaiheissa ollen aluksi hidasta, koska valtaosa puista säilyi pystyssä kuolemisen jälkeen, nopeutuvan lahoamisen edetessä 5 -10 vuotta ja taas hidastuvan, kun puusta on jäljellä enää hankalimmin hajotettavat rakenteet. Aakala ym. (2009) ja Aakala (2010) osoittivat aluekohtaisen metsän rakenteen ja häiriöhistorian merkityksen lahopuudynamiikkaa tutkittaessa sekä lahopuun laadun vaihtelevan luonnollisten häiriöiden tuottaessa kuollutta puuta (Aakala, 2011). Russell ym. (2012) tutkivat lahopuun kaatumistodennäköisyyttä ja lahoamisnopeutta käsitellyssä metsässä rungon läpimitan ja laholuokan viipymän avulla ja huomasivat eroavaisuuksia lahoamisnopeudessa eri puulajien välillä.

Lahopuuta käsittelevä tutkimus on lisännyt lahopuun merkityksen ymmärtämistä tärkeänä ekosysteemin osana. Metsikön häiriöhistorian ja puun kuolemistavan vaikutus lahopuuasentoon ovat elementtejä, jotka vaikuttavat merkittävästi lahopuustodynamiikkaan (Harmon ym. 1986, Aakala, 2010 ja 2011). Lahopuuston lahoamisnopeutta on pyritty selvittämään muun muassa edellä mainituissa tutkimuksissa, mutta tulokset ovat olleet ristiriitaisia tai niiden vaihteluväli on ollut suuri. Esimerkiksi puulajien väliset erot verrattuna metsikkötason eroihin vaativat lisäselvitystä (Aakala ym. 2008).

1.5 Laholuokittelu

Kuolleiden puiden lahoamista on pääasiallisesti tutkittu kronosekvenssien avulla, tarkastelemalla lahopuun kehitystä suhteessa kuolemasta kuluneeseen aikaan. Eri aikaan kuolleiden puiden ominaisuuksia vertailemalla voidaan määrittellä laholuokkia. Ominaisuuksista tärkeimpinä on käytetty lahon puuaineksen kovuutta, runkomuotoa ja oksaisuutta (Stokland, 2012). Næsset (1999) tutki kuusen lahoamista laskemalla lahopuun biomassan vähenemistä lahoamisen edetessä. Laskemalla puun viipymän eri laholuokissa, eli kuinka kauan puu keskimäärin lahoaa ennen siirtymistä seuraavaan laholuokkaan, voidaan ennustaa lahopuun määrää ja laatua ajassa eteenpäin.

Laholuokittelussa on yleisesti käytetty viittä luokkaa, mutta esimerkiksi Næsset (1999) ja Holeksa ym. (2008) käyttivät kahdeksaa laholuokkaa (Stokland, 2012). Luokittelussa pysty- ja maapuut voidaan erotella toisistaan, kuten esimerkiksi Lännpään ym. (2008) tutkimuksessa tai käyttää samaa luokittelua (esimerkiksi Sippola ym. 1998, Siitonen ym. 2000).

Kruys ym. (2002) kehittivät yleisesti käytetyn mallin kuvaamaan lahopuun lahoamisnopeutta ja ennustamaan laholuokkien dynamiikkaa. Malli ennustaa lahopuun käyttäytymistä suhteessa laholuokkiin tulevan viiden vuoden aikana. Puu voi viiden vuoden aikana joko a; pysyä samassa laholuokassa, b; siirtyä seuraavaan laholuokkaan tai c; siirtyä kaksi laholuokkaa eteenpäin. Malli perustuu lahopuun viipymään laholuokassa ja näin laskettuun todennäköisyyteen, että puu siirtyisi luokkien välillä. Kritiikkiä laholuokituksille, jotka eivät perustu lahopuuston biomassaan tai tilavuuteen on esittänyt esimerkiksi Holeksa ym. (2008), jotka muistuttavat, että suurikokoinen puu voi säilyä samassa laholuokassa, vaikka sen tilavuus pienenisi lahoamisen takia suurestikin pienikokoisen puun muuttaessa helpommin muotoaan lahoamisen seurauksena ja näin täytteen seuraavan laholuokan kriteerit ja etenevän laholuokittelussa.

Kruys ym. (2002) mallissa pysty- ja maapuita käsitellään samoin. Esimerkiksi Aakalan (2010) versioimassa mallissa voidaan erotella, onko lahopuu vielä pystyssä vai kaatunut. Jälkimmäisessä mallissa on myös pyritty vähentämään laholuokittelun subjektiivisuudesta johtuvaa epätarkkuutta karsimalla luokittelua

määääviä kriteerejä. Useat, kuten tässä tutkimuksessa käytetty malli, perustuvat visuaaliseen arvioon esimerkiksi lahopuun muodosta ja asennosta ja/tai kaarnan peittävydestä. Toisaalta jossain tapauksissa saattaa olla merkittävää tietää biomassan määrän väheneminen. Biomassan summittainen määrä voidaan määritellä kuoleman jälkeisen ajan pituuden mukaan (Stokland 2012).

1.6 Tutkimuksen tavoitteet

Tämän tutkimuksen tavoitteena on selvittää pysty- ja maalahopuun lahoamisnopeutta luonnontilaisessa metsässä pohjoisboreaalaisella vyöhykkeellä. Lahoamisnopeutta kuvataan laholuokilla ja lahopuun siirtymisellä näiden luokkien välillä kuolemasta kuluneen ajan funktiona. Työssä siis määritetään kuinka kauan lahopuulta kestää siirtyä yhdestä laholuokasta seuraavaan tai poistua luokittelusta eli lahota täysin. Lahopuudynamiikka tutkittaessa on yleisesti käytetty viittä eri lahopuuluokkaa määrittelemään lahopuuston laatua. Stokland ym. (2012) mainitsee, että vaikka viisiportainen luokitteluasteikko on yleisin malli, eivät mallit ole keskenään täysin samanlaisia. Osassa malleista eri luokkien kriteerit risteävät keskenään ja tutkija saattaa joutua tekemään valinnan kahden vierekkäisen laholuokan välillä, jota ei voida toistaa.

Työn tavoitteet ovat:

- määritellä, kuinka kauan lahopuulta kestää siirtyä yhdestä laholuokasta seuraavaan eli lahota täysin,
- määritellä kuinka kauan pystyyn kuolleet lahopuut pysyvät pystyssä ennen kaatumistaan ja siirtymistä maalahopuukategoriaan,
- tutkia, minkälainen on lahopuuluokittainen tasapainotila, jolla voidaan kuvata mittaushetkellä vallitsevan lahopuun määrän ja laadun kehitystä tasisaisella ja jatkuvalla lahopuun muodostumisella sekä
- mallintaa luonnonolosuhteita kuvaava häiriömalli, jossa alueelle syntyy viiden vuoden välein kuollutta puuta.

2 Aineisto

2.1 Aineiston yleiskuvaus

Tutkimusaineisto kerättiin Värriön ja Maltion luonnonpuistoista kesällä 2012. Tämän lisäksi aineistoon lisättiin Kazkimin alueelta Venäjältä kerätty aineisto, jonka tarkempi kuvaus löytyy tutkimusartikkelista Aakala ym. (2009). Luonnonpuistot ovat valtion maille perustettuja suojelualueita, joilla liikkuminen on luvanvaraista. Värriön luonnonpuisto sijaitsee Koillis-Lapissa Sallan ja Savukosken alueella rajoittuen Venäjän rajaan. Maltion luonnonpuisto sijaitsee Savukoskella. Alueet sijaitsevat vedenjakaja-alueella, ne edustavat Metsä-Lapin tunturi- ja metsäerä- maaluontoa, joilla pääpuulajeina ovat metsämänty (*Pinus sylvestris*) ja metsäkuusi (*Picea abies*). Havupuiden lisäksi alueilla kasvaa koivuja (*Betula spp.*) ja vähäisesti haapoja (*Populus tremula*) sekä raitaa (*Salix caprea*) ja pihlajaa (*Sorbus*), mutta lehtipuista vain koivuista pystyttiin määrittämään kuolinvuosi.

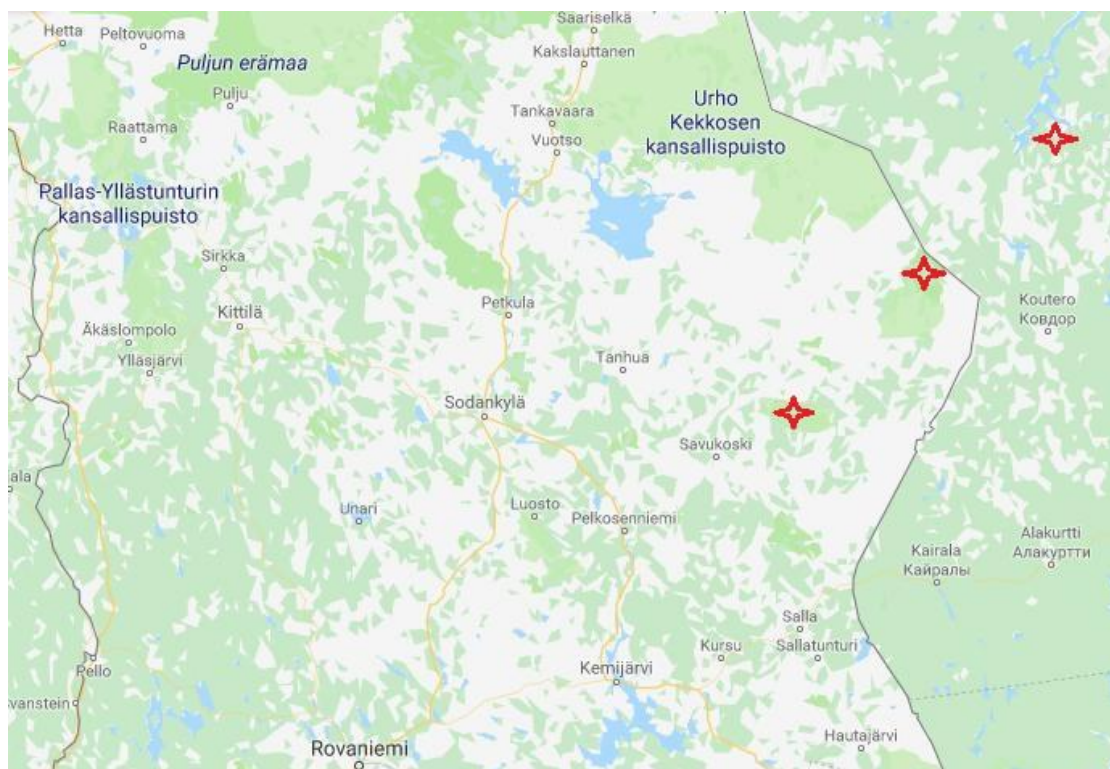
Luonnonpuistoista kerättiin tutkimusaineisto laajempaan tutkimukseen koskien pohjois-boreaalisen luonnonmetsän dynamiikkaa ja muun muassa latvuspeittävyyttä. Tästä aineistosta otettiin lahoppuustoa käsittelevä osa tätä maisterintutkielmaa varten käsittelyyn. Pysty- ja maalahoppuaineisto käsittää 698 runkoa. Kazkimin tutkimusalueelta kerätyt kuusen lahoppuunäytteet lisättiin tähän tutkimukseen, koska Suomesta kerätyssä aineistossa erityisesti kuusen lahoppuustoineisto oli vähälukuinen ja osasta laholuokkia ei ollut yhtään näytettä. Kazkim sijaitsee suhteellisen lähellä toisia tutkimusalueita (kuva 1) Murmanskin alueella Kuolan niemimaalla ja on kasvuolosuhteiltaan samankaltainen.

2.2 Aineiston keruun menetelmät

Aineiston keräämiseksi hyödynnettiin Aakala ym. (2016) aiemmin käyttämää menetelmää Värriön ja Maltion luonnonpuistoista, joille rajattiin tasasivuisia 2 km × 2 km alueita. Nämä alueet jaettiin vielä ruutuihin, joiden jokainen sivu oli n. 31,62 metriä. Yhden ruudun (koealan) pinta-alaksi tuli näin ollen 0,1 hehtaaria. Näistä koealoista valittiin etukäteen satunnaisesti 48 kappaletta, joista myö-

hemmin mitattiin puusto- ja maaperätietoja. Aineistoa haluttiin kerätä luonnontilaisilta kohteilta, joilla ihmisjäljen vaikutukset eivät vaikuttaisi puustoon tai maaperään. Maastossa aineistoa kerätessä havaitut ihmisen tekemät muutokset aiheuttivat kyseisen ruudun hylkäämisen.

Jokainen aineistoa varten mitattu koeala paikallistettiin kartan ja gps:n avulla. Mittaukset aloitettiin koealojen lounais-kulmasta. Koealan sivut mitattiin lasermittan ja elektronisen kompassin avulla.



Kuva 1. Koealat kartalla

2.3 Koealoilta mitatut tiedot

Jokaiselta koealalta mitattiin kaikki rinnankorkeuslähpimitaltaan yli 10 senttimetriä leveät kuolleet pysty- ja maapuut. Puu laskettiin kuolleeksi, mikäli yhdessäkään puun haarassa ei ollut elävää puuainesta. Pystypuiden rungon ja maapuiden kannon sijainti paikannettiin koealan paikannetun kulman avulla. Kaatuneista ja katkenneista maapuista tallennettiin myös rungon suunta, jolloin olisi mahdollista tutkia myrskytuhojen vaikutuksia alueella.

Puukohtaiset mittaukset

- rungon tai kannon sijainti
- puulaji
- pystypuun läpimitta 1,3 metrin korkeudelta (rinnankorkeus)
- maapuun läpimitta rungosta 1,3 metrin etäisyydeltä juureniskasta
- maapuun rungon suunta
- puun pituus
- puun rungon muoto (ehjä, katkennut, maapuu)
- laholuokka
- ikä

Kuolleiden puiden rungon tai kannon sijainti paikannettiin koealalta mitatun kulman avulla. Puulaji määriteltiin joko männyksi, kuuseksi, koivuksi, haavaksi (*Populus tremula*) tai raidaksi (*Salix caprea*). Muita rinnankorkeusmitaltaan yli 10 cm puulajeja ei koealoilta löytynyt.

Puun läpimitta mitattiin mittasaksilla 1,3 metrin korkeudelta rungosta. Mikäli puu oli kaatunut tai katkennut alle 1,3 metrin korkeudelta, läpimitta mitattiin siitä kohtaa, minkä arvioitiin olleen rinnankorkeuskohta.

Rungon pituus mitattiin laseretäisyysmittauksella. Pituuden lisäksi määritettiin rungon muoto. Puut lajiteltiin kolmeen kategoriaan, jotka olivat ehjä, katkennut, ja kaatunut eli maapuu.

Mikäli puussa oli latvus tallella, se luokiteltiin latvusluokkien mukaisesti kuten elävätkin puut. Laholuokitus tehtiin silmämääräisesti ja puut luokiteltiin metsässä luokkiin 1 - 5. Puiden iän määrittämiseksi pystypuista kairattiin 5 mm lustomäyte puunäytekairalla, josta myöhemmin dendrokronologisin menetelmin pystyttiin laskemaan sekä puun ikä että määrittämään kuolinvuosi. Maapuista sahattiin samaa tarkoitusta varten kiekkonäyte.

2.4 Lahopuuluokitus

Aineistoa kerättyä maastossa puun lahoaste arvioitiin välille 1-5, jotka ovat määriteltä seuraavasti:

1. Tuore lahopuu
Pysty- tai maapuu. Pienet oksat ja vähäisesti lehtiä tallella.
2. Vähäisesti lahonnut

Pysty- tai maapuu. Ei lehtiä, pienet oksat tallella.

3. Vähäisesti tai keskinkertaisesti lahonnut

Pysty- tai maapuu. Suurin osa isoista oksista tallella.

4. Keskinkertaisesti lahonnut

Pysty- tai maapuu. Vain muutama suurin oksa mahdollisesti tallella, katkennut.

Maapuu. Vain muutama suurin oksa mahdollisesti tallella, runkomuoto pyöreä.

5. Merkittävästi lahonnut

Pysty- tai maapuu. Oksaton, alle 2 metriä pitkä, runkomuoto hajonnut.

Maapuu. Oksaton, runkomuoto hajonnut.

Tämän tutkimuksen luokituksessa on pyritty käyttämään vain oksistoa laholuokan määrittämiseen, jolloin luokittelu on toistettavissa mahdollisimman helposti. Johtuen aineiston vähyydestä ja lahoamisnopeuden määrittämisestä puulajeittain sekä pysty- että maalahopuille, osassa laholuokista ei ollut ainuttakaan näytettä. Tästä johtuen laholuokkia jouduttiin yhdistelemään ja uudelleen nimeämään kuvaamaan yhdisteltyjä luokkia paremmin. Laholuokat 1 ja 2 yhdistettiin, laholuokka 3 muuttui laholuokaksi 2 ja laholuokka 4 muuttui laholuokaksi 3. Viidenteen laholuokkaan kuuluvat näytteet poistettiin jatkoanalyysistä, koska viimeisen laholuokan viipymiä ei pystytty määrittämään. Viidennen laholuokan näytteisiin viitataan merkinnällä ”ulos”. Tutkimuksessa käytetyt laholuokat:

1. tuore lahopuu
2. keskinkertaisesti lahonnut lahopuu
3. merkittävästi lahonnut lahopuu

Alkuperäistä tutkimusaineistoa täydennettiin kuusen lahopuuaineistolla, joka on kerätty Venäjän puolelta Kazkimista. Aineisto kerättiin viideltä 1,6 hehtaarin koealalta, joilta mitattiin kaikki rinnankorkeusläpimitaltaan yli 10 senttimetriä leveät puut. Lahopuut luokiteltiin samaa 5-portaista laholuokittelua käyttäen. Tarkemmat tiedot Kazkimin tutkimusaineistosta löytyvät aiemmasta tutkimuksesta (Aakala ym. 2009). Täydentävä aineisto koostuu 138 kuusen lahopuunäytteestä ja näin ollen tutkimuksen aineisto käsittää yhteensä 836 runkoa, joista 519 pystyttiin määrittämään kuolemisen kulunut aika ja hyödyntää tutkimuksessa.

2.5 Aineiston käsittely

Koealoilta mitatut tiedot tallennettiin maastotallentimeen ja siirrettiin tietokoneelle yhdistettäväksi. Maastosta kerättiin puiden iän määrittämiseksi kasvukairalla lustonäytteet pystypuista ja kiekkonäytteet maapuista. Lustonäytteissä huolehdittiin, että näyte käsitti vuosikasvun katkeamattomana kaarnasta puun ytimeen, jotta sekä ensimmäinen että viimeinen kasvuvuosi tulee analysoitua. Näytteet kerättiin rungoista 1,3 metrin korkeudelta.

Pystypuista kerättyjen lustonäytteiden annettiin kuivua, jonka jälkeen ne voitiin liimata niitä varten sorvattuihin telineisiin. Putkilon malliset näytteet hiottiin pituussuunnassa tasaisiksi, jotta vuosilustot olisivat selkeästi näkyvillä ja näytteiden tutkiminen olisi mahdollisimman vaivatonta. Osa kiekkonäytteistä oli niin pitkälle lahonneista puista, että niistä olisi ollut mahdotonta hioa vuosilustoja näkyville rikkomatta näytettä. Sen takia huonoimmassa kunnossa olevat kiekot laitettiin likoamaan liimavesiseokseen, jolloin puuaines vettyi liimaa sisältävällä vedellä. Kiekkojen kuivuttua ne voitiin hioa päältä tasaisiksi tutkimisen helpottamiseksi.

3 Menetelmät

3.1 Kuolinvuoden ajoitus

Lahopuun laholuokka määritettiin silmämääräisesti maastossa käyttäen Aakalan (2010) laholuokittelua. Puun lahoamisnopeutta määritettäessä tarvitaan tieto puun viimeisestä elinvuodesta, jotta saadaan selville, kuinka kauan puun kuolemasta on kulunut ja lahoaminen on jatkunut. Tämä tieto liitetään laholuokkaan ja voidaan todeta puiden keskimääräinen viipymä tietyssä laholuokassa eli kuinka kauan puulla kestää siirtyä laholuokasta toiseen.

Puun ikä pystytään määrittämään puun vuosilustoista. Nopeakasvuinen kevät-puu näkyy vaaleampana puuaineksena ja hitaamman kasvun kesäpuu tummempana renkaana puun poikkileikkauksessa. Saman lajin yksilöt kasvavat tietyssä vuotena samalla kasvupaikalla suurin piirtein samalla tavalla. Puun paksuuskasvu vaihtelee vuosittain, koska jokainen vuosi on kasvuolosuhteiltaan erilainen (Stokes, 1996). Jokaisen poikkeuksellisen vuoden kasvuolosuhteet ovat nähtävissä puun vuosilustosta esimerkiksi ohuena kevätpuulustona ja runsaana kesäpuulustona. Tällöin kevät on ollut poikkeuksellisen huonoa kasvuaikaa ja kesä päinvastoin. Näkyvän poikkeuksen vuosikasvuun voi aiheuttaa esimerkiksi merkittävä kuivuus, kylmyys tai olosuhteiden muutos kesken kasvukauden (Stokland ym. 2012). Vuosilustoista pyritään löytämään joko erityisen runsaan tai niukan kasvun vuosi tai selkeä kasvueron kevät- ja kesäpuun välillä.

Mikäli kasvuoloissa tapahtuu poikkeama, joka koskettaa kaikkia puita tietyllä alueella, voidaan tietyn vuoden vuosilusto tai useamman vuoden vuosilustosarja tunnistaa alueen puiden vuosirenkaista ja merkitä tunnistettavaksi merkkivuodeksi tai vuosilustosarjaksi, joka pystytään yhdistämään tiettyyn yksittäiseen vuoteen tai ajanjaksoon. Puun vuosilustojen ajoittamista kutsutaan ristiinajoitukseksi, jonka lähtökohtana on havainto siitä, että saman kalenterivuoden säiden vaikutukset näkyvät alueen kaikissa puissa samankaltaisina laajoilla alueilla (Mielikäinen ym. 1998). Kuolleita puita tutkittaessa tällaisten merkkivuosien ja vuosilustosarjojen avulla pyritään määrittämään kyseisen puun ensimmäinen ja viimeinen elinvuosi, joiden avulla voidaan laskea, kuinka kauan puu on ollut

kuolleen. Lahopuuaineistossa ongelmaksi usein muodostuu puun viimeisen vuosikasvun selvittäminen, koska puu on voinut lahota merkittävästi ulkokuoreltaan. Sisältä lahon puun vuosilustoista voi olla hankala löytää merkkivuosisia tai vuosilustosarjoja.

Tutkimusaineiston kaira- ja kiekkonäytteet skannattiin 1200 dpi resoluutiolla ja kuvat tallennettiin tietokoneella tutkittavaksi. Kuvilta mitattiin vuosilustojen leveydet Windendro-ohjelmistolla (Regents Instruments Ltd., Quebec, Canada). Vuosilustojen ajoittaminen tapahtuu vertailemalla näytteen vuosilustoja tunnettuun vuosilustosarjaan. Puiden kuolinvuodet ristiinajoitettiin tilastollisesti käyttäen Cofecha-ohjelmistoa (Holmes, 1983), sekä samalta alueelta kerätyistä elävien puiden näytteistä muodostettua puulajikohtaista vuosilustokronologiaa. Mikäli näytteessä oli kaarna ja sen alla viimeinen vuosilusto, pystyttiin siten ristiinajoittamalla määrittämään puun viimeinen kasvuvuosi ja siten aika kuolemasta.

3.2 Siirtymäiän määrittäminen

Yksittäisten lahopuiden kuolemasta kuluneen ajan määrittämisen jälkeen voidaan laskea lahopuiden viipymä eri laholuokissa ennen siirtymistä seuraavaan (taulukko 1). Huggardin (1999) menetelmää käyttäen siirtymä laholuokasta toiseen tapahtuu, kun puun todennäköisyys kuulua nykyiseen tai seuraavaan laholuokkaan on yhtä suuri. Mikäli siirtymä ajoittui useamman vuoden kohdalle eli todennäköisyys kuulua kahteen laholuokkaan oli tasan 50% useampana vuonna, on siirtymä määritetty keskiarvon mukaan. Puun viipymää, eli ajanjaksoa, jonka puu viettää tietyssä laholuokassa, laskettaessa kullekin laholuokalle laholuokan siirtymäiästä vähennetään edellisen laholuokan siirtymäikä.

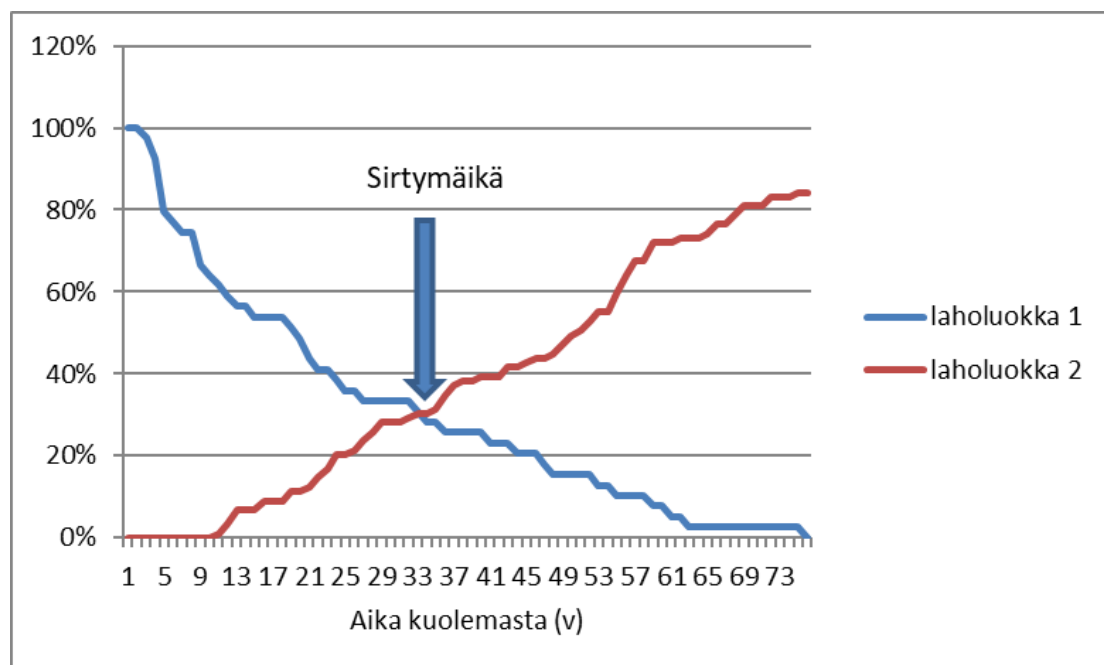
Lahopuiden siirtymistä eri laholuokkien välillä mallinnettiin käyttäen Kruysin ym. (2002) kehittämää mallia. Mallissa puiden lahoamista käsitellään viiden vuoden ajanjaksojen avulla. Puu voi viiden vuoden aikana

- a. pysyä samassa laholuokassa
- b. siirtyä yhden laholuokan eteenpäin
- c. siirtyä kaksi laholuokkaa eteenpäin

Taulukko 1. Lahopuiden viipymät vuosina kussakin laholuokassa. P tarkoittaa pystypuita, m maapuita. 3. laholuokan määrittämiseksi on käytetty viimeisen laholuokan arvoja.

| | laho 1 | laho 2 | laho 3 |
|---------|--------|--------|--------|
| Mänty p | 48 | 18 | 28 |
| Mänty m | 13 | 31 | 17 |
| Kuusi p | 20 | 8 | 10 |
| Kuusi m | 15 | 9 | 14 |
| Lehti p | 26 | 9 | 9 |
| Lehti m | 15 | 12 | 20 |

Todennäköisyydet em. vaihtoehdoille laskettiin Huggardin (1999) esittelemällä yksinkertaisella todennäköisyyslaskennalla perustuen laholuokkien keskimääräisiin viipymiin (kuva 2). Kuolemasta kuluneen ajan lisäksi aineistosta käytettiin tietoja puiden laholuokasta, rungon muodosta (pysty- tai maapuu) ja puulajista. Lahoamisnopeus laskettiin erikseen männylle, kuuselle ja koivulle ja näiden sisällä sekä pysty- että maalahopuulle.



Kuva 2. Esimerkki siirtymäian määrittämisestä eri laholuokkien välillä (Huggard 1999). Vaaka-akselilla aika kuolemasta vuosina, pystyakselilla %-osuus kaikista laholuokan puista. Laholuokka 1 esitetty käännteisenä.

3.3 Kaatumistodennäköisyys

Kuollut pystypuu saattaa luonnollisesti kaatua lahoamisensa aikana. Koska kyseisiltä kasvupaikoilta ei olla aiempien tutkimusten yhteydessä mallinnettu kaatumistodennäköisyyksiä, joten tässä tutkimuksessa oletetaan tutkimushetkellä kaatuneina olleiden puiden kuvaavan kaatumistodennäköisyyttä suhteessa pystyssä olleisiin puihin.

Pystylahopuiden kaatumisen todennäköisyys Pr_{snag} ensimmäisessä laholuokassa laskettiin jakamalla pystyssä säilyneiden puiden r_1 lukumäärä kyseisen laholuokan kaikkien lahopuiden lukumäärällä t ja jakamalla tulos laholuokan viipymällä m_1 .

$$Pr_{snag} = \frac{\left(\frac{r_1}{t_1}\right)}{m_1}$$

Toisessa ja kolmannessa laholuokassa laskelmasta vähennettiin edellisen laholuokan aikana kaatuneet puut.

Vähäisestä näytemäärästä johtuen männyllä ja koivulla kaatumistodennäköisyyksistä ei tullut loogisia em. todennäköisyyslaskelmilla. Käytetty yksinkertainen laskentamalli ei pysty mallintamaan luonnonolojen muuttuvia olosuhteita, kuten monimutkaista häiriödynamiikkaa (Kuuluvainen ja Aakala 2011). Kuollessaan pystyssä pysyvien ja maahan kaatuvien puiden määrät vaihtelevat vuosittain ja pystylahopuiden on mahdollista kaatua missä vain lahoamisen vaiheessa. Tästä syystä lukuja muokattiin niin, että jokaisessa laholuokassa kaatumistodennäköisyys kyseisen laholuokan viipymän aikana saatiin positiiviseksi. Negatiivisella arvolla puun ei sallita kaatua. Esimerkiksi mikäli tietyn puulajin toisen laholuokan puista suurempi osuus oli pystyssä kuin ensimmäisessä laholuokassa, muokattiin kyseiset osuudet vastaamaan toisiaan. Kolmea arvoa muokattiin; männyn laholuokat 1 ja 2 sekä koivun laholuokka 3. Taulukossa 2 on kuvattu sekä lasketut todennäköisyydet että muokatut luvut, joista kaatumistodennäköisyydet on muodostettu.

Taulukko 2. Todennäköisyyslaskelmat ja niistä muokatut arvot. Todnäk./viipymä tarkoittaa pystylaholuokan puiden vuosittaista todennäköisyyttä kaatua ja siirtyä vastaavaan maalaholuokkaan.

| | Lasketut arvot | | | Muokatut arvot | |
|-------|----------------|-------------------|-----------------|-------------------|-----------------|
| | | Pystypuiden osuus | todnäk/ viipymä | Pystypuiden osuus | todnäk/ viipymä |
| Mänty | laho 1 | 0,889 | 0,002 | 0,900 | 0,002 |
| | laho 2 | 0,921 | -0,002 | 0,900 | 0,000 |
| | laho 3 | 0,535 | 0,014 | 0,535 | 0,013 |
| Kuusi | laho 1 | 0,500 | 0,025 | 0,500 | 0,025 |
| | laho 2 | 0,466 | 0,004 | 0,466 | 0,004 |
| | laho 3 | 0,263 | 0,020 | 0,263 | 0,020 |
| Koivu | laho 1 | 0,500 | 0,019 | 0,500 | 0,019 |
| | laho 2 | 0,500 | 0,000 | 0,500 | 0,000 |
| | laho 3 | 0,636 | -0,015 | 0,500 | 0,000 |

Siirtymäikiä eri puulajeille ja rungon lahopuuasennolle laskettaessa tuli ilmi, että tietyissä laholuokissa tietyllä puulajilla ja rungon lahopuuasennolla ei ollut ainutakaan näytettä. Laholuokka 5 päätettiin jättää kokonaan pois tuloksista, koska viipymää siinä luokassa ei pystytty laskemaan, koska puiden lopullisen maatumisen ajankohtaa ei tiedetä eikä kyseessä olevalle kasvupaikalle ole määritetty soveltuvaa lahoamiskerrointa eli funktiota, jonka mukaan lahoamisen loppuvaihe ja viimeisen laholuokan kesto voitaisiin arvioida. Näytteiden määrät eri laholuokissa puulajeittain löytyvät taulukosta 3.

Taulukko 3. Näytteiden määrät laholuokittain. P merkitsee pystypuuta, m maapuuta.

| | laho 1 | laho 2 | laho 3 |
|---------|--------|--------|--------|
| Mänty p | 16 | 58 | 76 |
| Mänty m | 2 | 5 | 66 |
| Kuusi p | 44 | 27 | 14 |
| Kuusi m | 44 | 31 | 42 |
| Lehti p | 3 | 2 | 14 |
| Lehti m | 3 | 2 | 8 |

3.4 Laholuokittainen siirtyminen

Puiden siirtymisiä laholuokittain laskettiin Kruysin ym. (2002) esittämien kaavojen perusteella, jolloin lasketaan puiden todennäköisyyttä siirtyä laholuokkien välillä viiden vuoden aikana.

Puiden todennäköisyys säilyä samassa luokassa voidaan laskea viipymän käänteisarvon avulla. Viipymä on merkitty m . P_m on osuus puista, jotka eivät säily samassa laholuokassa i vuosittain:

$$P_m = \frac{1}{mi}$$

Tuloksena saatu P_m vähennetään luvusta 1 ja saadaan osuus, joka säilyy samassa laholuokassa vuosittain. Koska todennäköisyydet tulee laskea yhteensä viidelle vuodelle, nostetaan luku viidenteen potenssiin. Lasketaan todennäköisyys säilyä samassa luokassa m viiden vuoden jälkeen:

$$Q_{m,m} = (1 - P_m)^5$$

Todennäköisyys siirtyä yksi laholuokka eteenpäin:

$$Q_{m,m} + 1 = \sum_{i=1}^5 (1 - P_m)^{(i-1)} P_m (1 - P_m + 1)^{(5-i)}$$

Todennäköisyys siirtyä kaksi laholuokkaa eteenpäin luokkaan $m+2$:

$$Q_{m,m} + 2 = 1 - (Q_{m,m} + Q_{m,m} + 1)$$

Kaikille puulajeille laskettiin todennäköisyydet siirtyä laholuokkien välillä sekä pysty- että maapuiden osalta, koska haluttiin selvittää lahoamisnopeuden eroja puulajeittain ja pysty- ja maapuiden välillä (taulukot 3 - 8). Taulukoissa on laskettu jokaisen puun todennäköisyys säilyä samassa laholuokassa, siirtyä yksi luokka eteenpäin eli taulukon sarakkeissa alaspäin tai siirtyä kaksi laholuokkaa eteenpäin (alaspäin). Ulos-merkitty sarake tarkoittaa viimeistä laholuokkaa, jonka viipymää ei pystytty laskemaan. Luokkaan "ulos" siirtynyt puu on pitkälle lahonnut ja muuttuu määrittelemättömän ajan jälkeen osaksi maa-ainesta.

Taulukko 4. Männyn todennäköisyys siirtyä luokasta toiseen. Ulos tarkoittaa laholuokkaa 4, jonka viipymää ei pysty laskemaan.

| | Laholuokasta | | | | | | |
|--------------|--------------|---------|---------|---------|-------|-------|-------|
| | | Pysty 1 | Pysty 2 | Pysty 3 | Maa 1 | Maa 2 | Maa 3 |
| Laholuokkaan | Pysty 1 | 0,891 | - | - | - | - | - |
| | Pysty 2 | 0,089 | 0,751 | - | - | - | - |
| | Pysty 3 | 0,019 | 0,224 | 0,827 | - | - | - |
| | Maa 1 | 0,002 | - | - | 0,670 | - | - |
| | Maa 2 | - | 0,000 | - | 0,308 | 0,849 | - |
| | Maa 3 | - | - | 0,013 | 0,022 | 0,134 | 0,739 |
| | Ulos | - | 0,024 | 0,160 | - | 0,017 | 0,261 |

Taulukko 5. Kuusen todennäköisyys siirtyä luokasta toiseen. Ulos tarkoittaa laholuokkaa 4, jonka viipymää ei pysty laskemaan.

| | Laholuokasta | | | | | | |
|--------------|--------------|---------|---------|---------|-------|-------|-------|
| | | Pysty 1 | Pysty 2 | Pysty 3 | Maa 1 | Maa 2 | Maa 3 |
| Laholuokkaan | Pysty 1 | 0,682 | - | - | - | - | - |
| | Pysty 2 | 0,159 | 0,502 | - | - | - | - |
| | Pysty 3 | 0,133 | 0,367 | 0,592 | - | - | - |
| | Maa 1 | 0,026 | - | - | 0,708 | - | - |
| | Maa 2 | - | 0,004 | - | 0,230 | 0,555 | - |
| | Maa 3 | - | - | 0,021 | 0,062 | 0,379 | 0,690 |
| | Ulos | - | 0,126 | 0,387 | - | 0,066 | 0,310 |

Taulukko 6. Koivun todennäköisyys siirtyä luokasta toiseen. Ulos tarkoittaa laholuokkaa 4, jonka viipymää ei pysty laskemaan.

| | Laholuokasta | | | | | | |
|--------------|--------------|---------|---------|---------|-------|-------|-------|
| | | Pysty 1 | Pysty 2 | Pysty 3 | Maa 1 | Maa 2 | Maa 3 |
| Laholuokkaan | Pysty 1 | 0,746 | - | - | - | - | - |
| | Pysty 2 | 0,133 | 0,555 | - | - | - | - |
| | Pysty 3 | 0,102 | 0,347 | 0,555 | - | - | - |
| | Maa 1 | 0,020 | - | - | 0,708 | - | - |
| | Maa 2 | - | 0,000 | - | 0,244 | 0,647 | - |
| | Maa 3 | - | - | 0,000 | 0,048 | 0,316 | 0,774 |
| | Ulos | - | 0,098 | 0,445 | - | 0,036 | 0,226 |

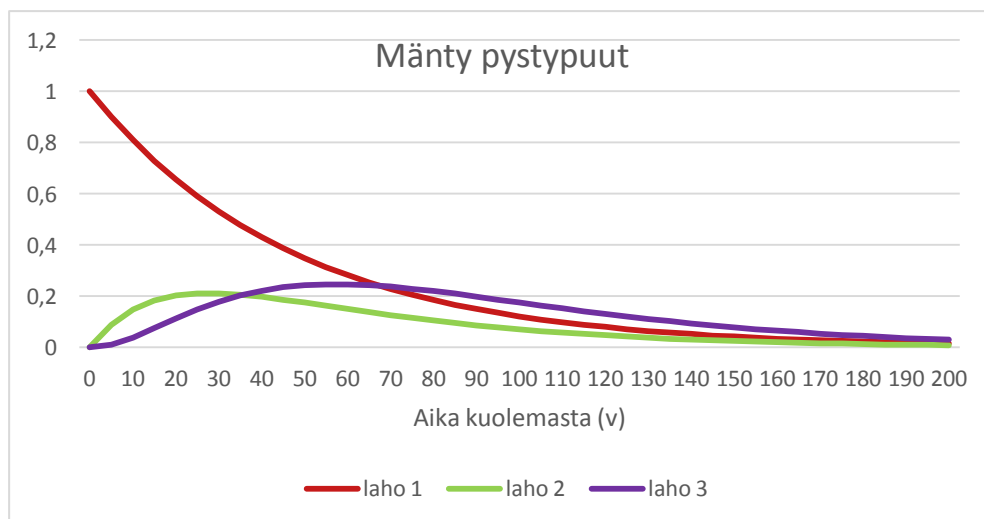
3.5 Tasapainotila ja häiriösykli

Tasapainotilaa kuvaamaan luotiin simulointi, jossa alueelle syntyy viiden vuoden välein 0,5 yksikköä sekä maa- että pystylahopuuta ensimmäisiin laholuokkiin. Häiriötilaa simuloitiin toistamalla tilannetta, jossa alueelle syntyy jatkuvasti viiden vuoden välein yksi yksikkö kuollutta puuta ensimmäiseen pystylaholuokkaan kuvaamaan kilpailutilanteessa kuolevaa puuainesta sekä 50 vuoden välein 10 yksikköä ensimmäiseen maalaholuokkaan kuvaamaan laajempaa, mutta harvinaisempaa myrskytuhoa.

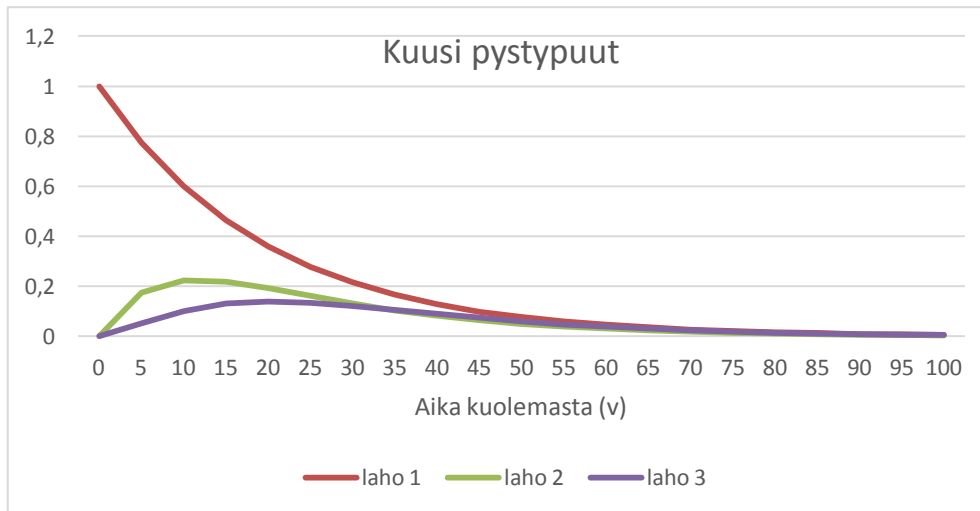
4 Tulokset

4.1 Pystypuiden lahoamisnopeudet

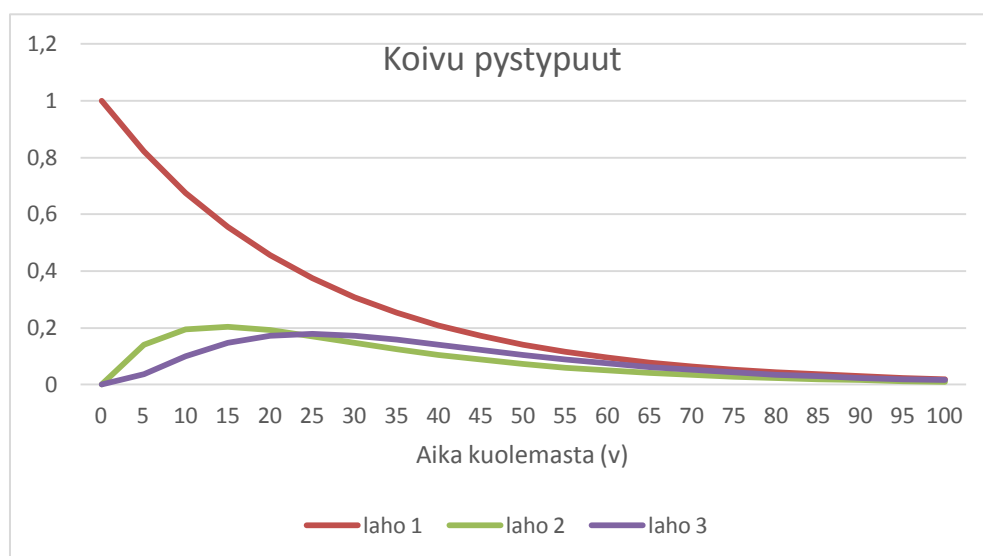
Lahoamisnopeutta tarkasteltiin luomalla kuvaaja lahopuun todennäköisyydestä olla tietyssä laholuokassa ajan funktiona. Pysty- ja maapuiden eroja tarkastellessa (kuvat 1 - 6) alkutilanteessa (aika kuolemasta 0 vuotta) kaikki lahopuu syötettiin laholuokkaan 1. Kuvaajat mallintavat tilannetta, jossa kaikki lahopuusyöte on kohdistettu ensimmäiseen laholuokkaan eikä alueelle tule lisää lahopuuta. Malleilla voidaan siis ennustaa kuinka kauan mittaustilanteessa löydetty lahopuusto lahoaa. Pystypuiden kuvaajissa ei ole tässä tarkastelussa huomioitu puiden kaatumismahdollisuutta.



Kuva 1. Männyn pystypuiden lahoamisnopeus.



Kuva 2. Kuusen pystypuiden lahoamisnopeus.



Kuva 3. Koivun pystypuiden lahoamisnopeus.

Kuvaajista voidaan todeta, että männyn ja kuusen lahoamisnopeudet eroavat toisistaan selkeästi. Männyn osalta kuvaajaa tulkitessa tulee huomioida aikajanan pituus, joka on kaksi kertaa niin suuri kuin kuusella ja koivulla. Mäntyjen lahoaminen näyttää siis olevan huomattavasti hitaampaa kokonaisuudessaan. Pystypuiden osalta kuusen ensimmäinen laholuokka säilyttää prosentuaalisen valta-asemansa lähes koko lahoamisen ajan. 85 vuoden jälkeen 95 % kuusen pystylahopuustosta on hävinnyt tai siirtynyt viimeiseen laholuokkaan. Männyn pystypuiden lahoamista kuvaa laholuokan 3 nousu suhteellisesti suurimmaksi laholuokaksi 70 vuoden lahoamisen jälkeen, koska 3. laholuokan viipymä on verrattain pitkä (28 vuotta). Toisin sanoen pystyssä lahoavan männyn ulkomuoto muuttuu hitaasti sen saavutettua kolmannen laholuokan. Mäntypystypuiden

lahoaminen yleensä kestää selvästi kauemmin kuin kuusella; 100 vuoden lahoamisen jälkeen pystyssä olevista mäntylahopuista on hävinnyt vasta 60 %. 95 % häviäminen tai siirtyminen viimeiseen laholuokkaan kestää männyllä 210 vuotta.

Koivun pystypuiden lahoamisnopeus muistuttaa enemmän kuusen kuin männyn vastaavaa kuvaajaa. Lahoamisnopeus on kuitenkin kuusta hitaampaa, 100 vuodessa kuolleista koivun pystypuista on hävinnyt tai siirtynyt merkittävästi lahonneeseen laholuokkaan 94 %. 105 vuoden jälkeen 95 % koivuista on joko maatunut tai siirtynyt viimeiseen laholuokkaan. Koivun aineistoa tutkiessa tulee muistaa näytteiden vähäinen määrä (taulukko 3).

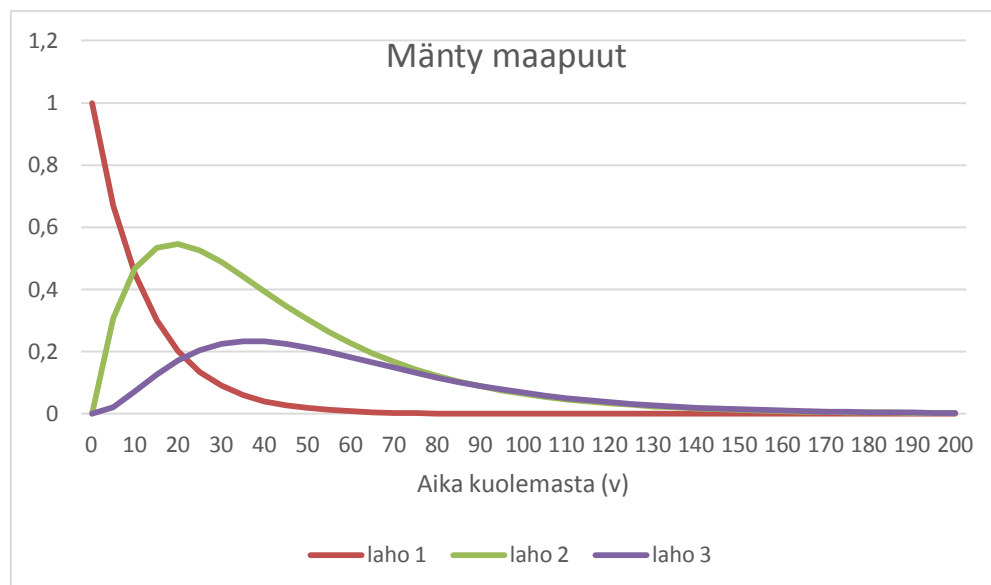
4.2 Maapuiden lahoamisnopeudet

Myös maapuiden osalta mänty näyttää lahoavan hitaimmin, mutta selvästi nopeammin kuin pystylahopuut. 100 vuotta kuoleamisen jälkeen maassa makaavista männystä on jäljellä 15 % ja kestää 140 vuotta kunnes 95 % männyn maapuista on maatunut tai siirtynyt viimeiseen laholuokkaan. Kuusella lahoamisnopeus on hyvin lähellä pystypuiden mallia, mutta lievästi hitaampaa. 100 vuoden jälkeen kuolemisesta myös maassa lahoavista kuusista 98 % on hävinnyt tai siirtynyt viimeiseen laholuokkaan ja 95 % lahoamisasteeseen aikaa kuluu 85 vuotta. Tarkasteltaessa kuusen lahoamista 50 vuoden jälkeen kuolemisesta on tilanne hieman erilainen maa- ja pystypuiden välillä. Tällöin maapuista on jäljellä 30 %, kun taas pystypuita on jäljellä 23 %.

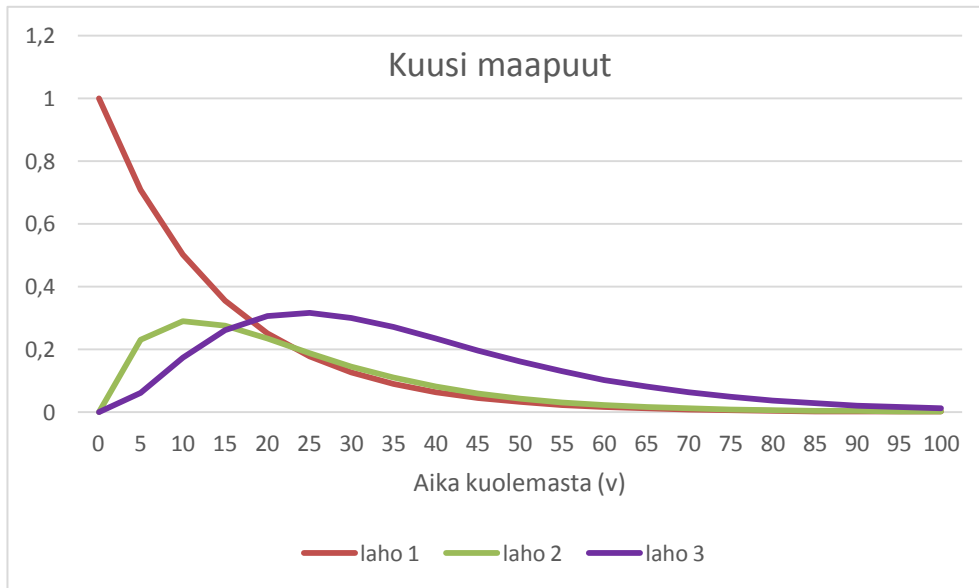
Kuusen aineisto on kattava ja muita puulajeja tasaisemmin jakautunut (taulukko 3) Kuusen lahoamisnopeus maapuiden osalta näyttäisi olevan alkuvaiheessa nopeampaa ja ne siirtyvät hieman todennäköisemmin pois laholuokasta 1 (taulukot 4 ja 5). Toisaalta tilanne on juuri päinvastoin tarkastellessa laholuokkaa 2; tällöin pystypuut siirtyvät hieman todennäköisemmin pois laholuokastaan. Kuusen maapuiden poistuminen merkittävästi lahonneesta luokasta 3 oli selvästi vähäisempää kuin pystypuilla (maapuilla 31 % ja pystypuilla 41 %). Kuvista (kuvat 2 ja 5) eron näkee selvästi, maapuilla laholuokka 3 dominoi laholuokkien

suhteellista osuutta 20 vuoden jälkeen kuolemasta puiden maatumiseen saakka.

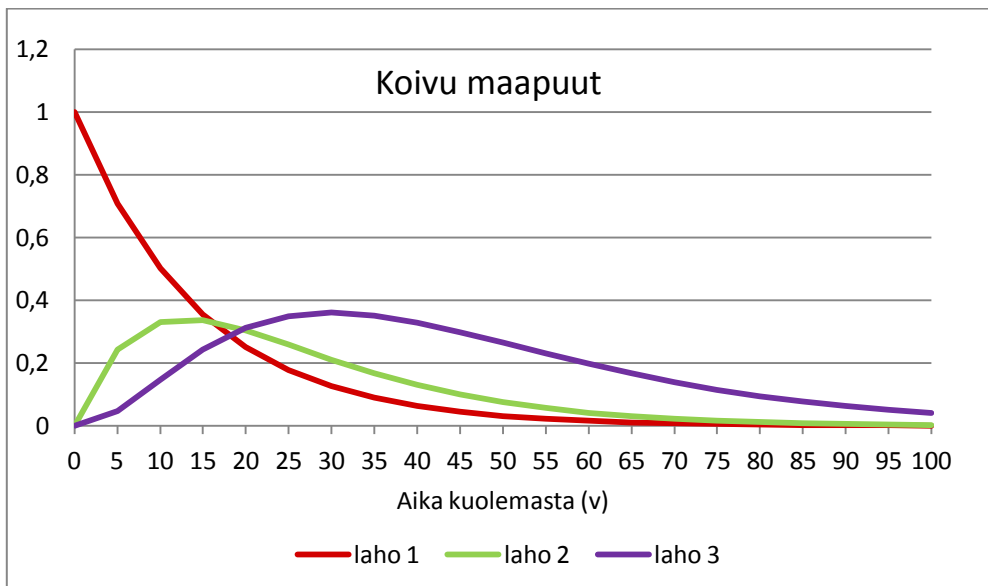
Koivulla lahoamisnopeus vaikuttaa olevan melko samankaltainen pysty- ja maapuiden osalta. 100 vuoden lahoamisen jälkeen 94 % maahan kaatuneista koivuista oli hävinnyt tai siirtynyt viimeiseen laholuokkaan, aivan kuten pysty-puillakin. 95 % osuus maapuilla vaatii 105 vuotta lahoamista. Koivun lahoamisnopeus vaikuttaa hyvin samankaltaiselta riippumatta puun runkomuodosta, mutta edelleen tulee huomioida koivujen vähäinen osuus näytteistä (taulukko 3) Kuvista 3 ja 6 näkee selvästi laholuokittaisen eron koivun pysty- ja maapuilla. Maapuilla, samoin kuin kuusella, laholuokka 3 erottuu selvästi suurimpana luokkana, halliten suhteellista osuutta 20 vuoden jälkeen lopulliseen maatumiseen saakka.



Kuva 4. Männyen maapuiden lahoamisnopeus.



Kuva 5. Kuusen maapuiden lahoamisnopeus.



Kuva 6. Koivun maapuiden lahoamisnopeus.

4.3 Lahopuuston tasapainotila

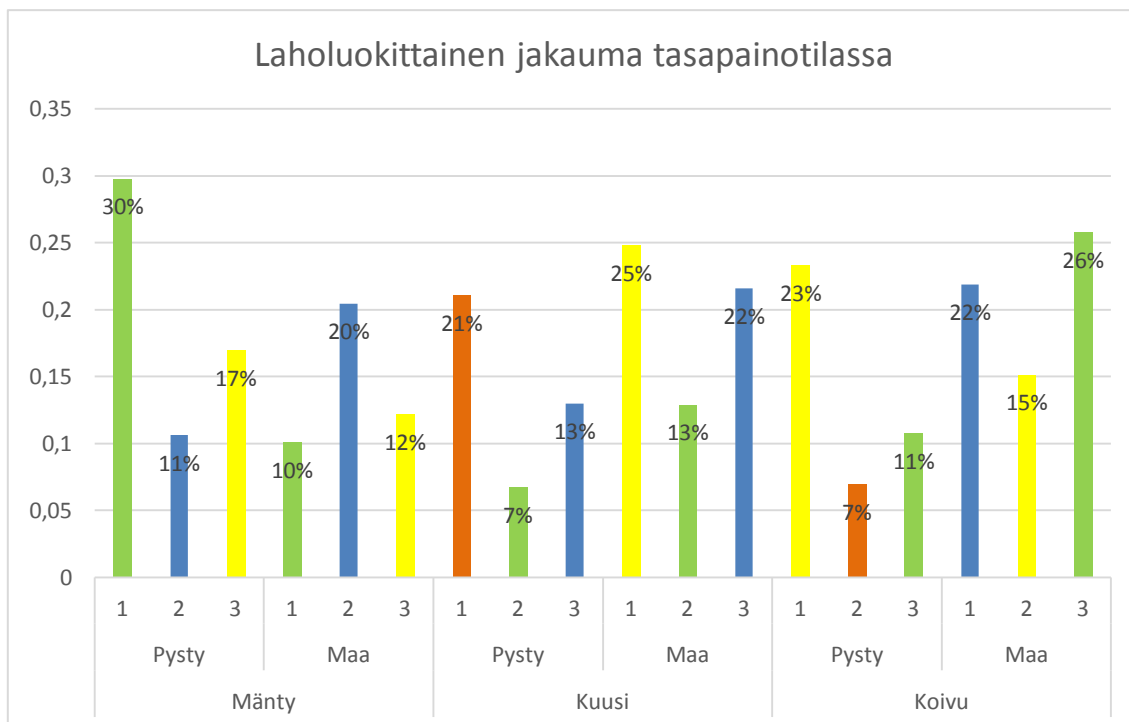
Lahopuuston tasapainotilalla tarkoitetaan tilannetta, jossa alueelle tulee viiden vuoden välein yhtä paljon pysty- ja maalahopuuta ensimmäiseen laholuokkaan. Tasapainotilalla pyritään kuvamaan lahopuuston laholuokittaista jakautumista ja lahopuun kokonaismäärää tilanteessa, jossa kuolleisuus on tasaista ja jatkuvaa. Tasapainotilan painottuminen tiettyihin laholuokkiin johtuu eri pituisista viipymisistä laholuokissa (taulukko 1) ja kaatumistodennäköisyyksistä (taulukot 4 - 6). La-

hopuuston tasapainotilat laskettiin kokonaislahopuustosta ja niiden suhteelliset osuudet on esitetty puulajeittain ja laholuokittain kuvassa 7. Kuvissa on esitetty ainoastaan laholuokat 1 - 3, joiden viipymät oli mahdollista laskea.

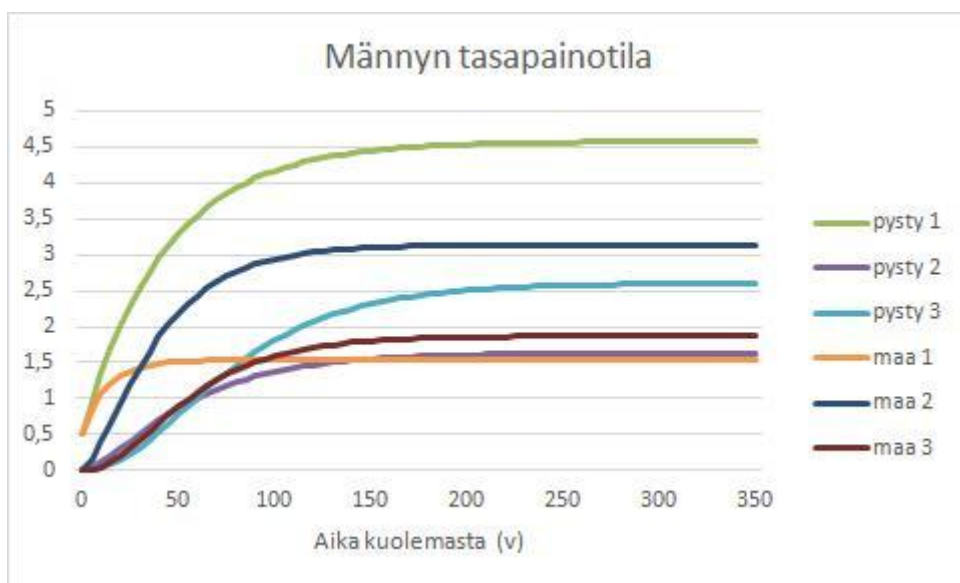
Männyn laholuokittainen tasapainotila saavutetaan 305 vuoden tasaisella lahopusyötteellä (kuva 8). Tällöin ensimmäisen laholuokan pystypuut muodostavat merkittävästi suurimman lahopuutyypin 30 % osuudella (kuva 7). Seuraavaksi suurimman ryhmän muodostaa maassa lahoavat laholuokan 2 puut. Kolmannessa pystylaholuokassa olisi 17 % männyn lahopusuustosta, muiden laholuokkien jakautuessa melko tasaisesti edustaen 10 - 12 % kokonaismäärästä.

Kuusella tasapainotilan saavuttaminen vaatii 120 vuotta tasaista lahopusyötettä ensimmäisiin laholuokkiin (kuva 9). Kuusen osalta suurinta lahoryhmää edustaa maahan kaatuneet tuoreet lahopuut eli ensimmäinen maalaholuokka 25 % osuudella. Ensimmäisen laholuokan pystypuita olisi 21 % ja kolmannen laholuokan maapuita 22 % kokonaismäärästä.

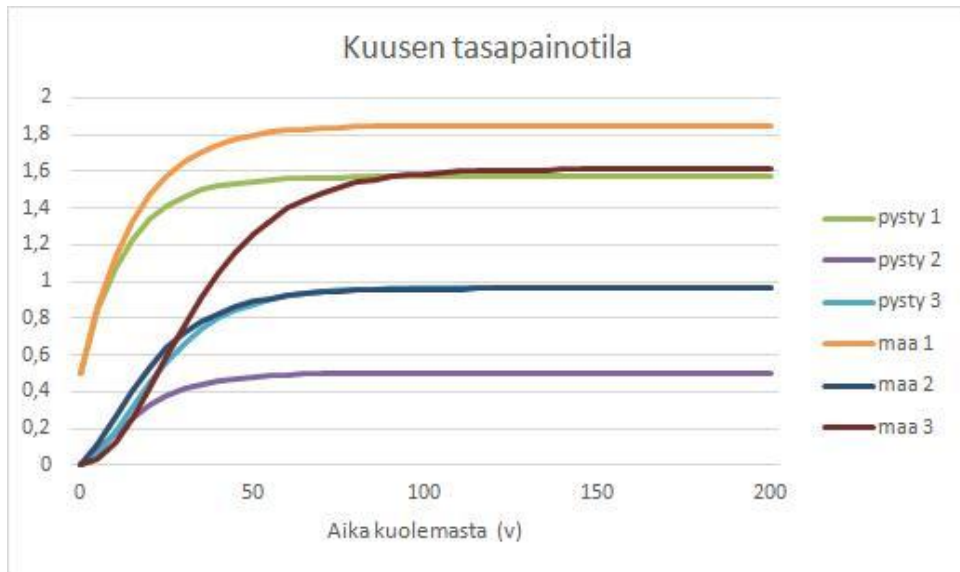
Koivulla tasapainotila saavutetaan 160 vuoden jälkeen eli 40 vuotta myöhemmin kuin kuusella (kuva 10). Koivulla laholuokittainen jakauma tasapainotilassa on jakautunut selkeään kolmen lahotyypin enemmistöön; maapuista laholuokat 1 ja 3 sekä pystypuista laholuokka 1 saavat kukin 22 – 26 % osuuden lahopusuuston kokonaismäärästä.



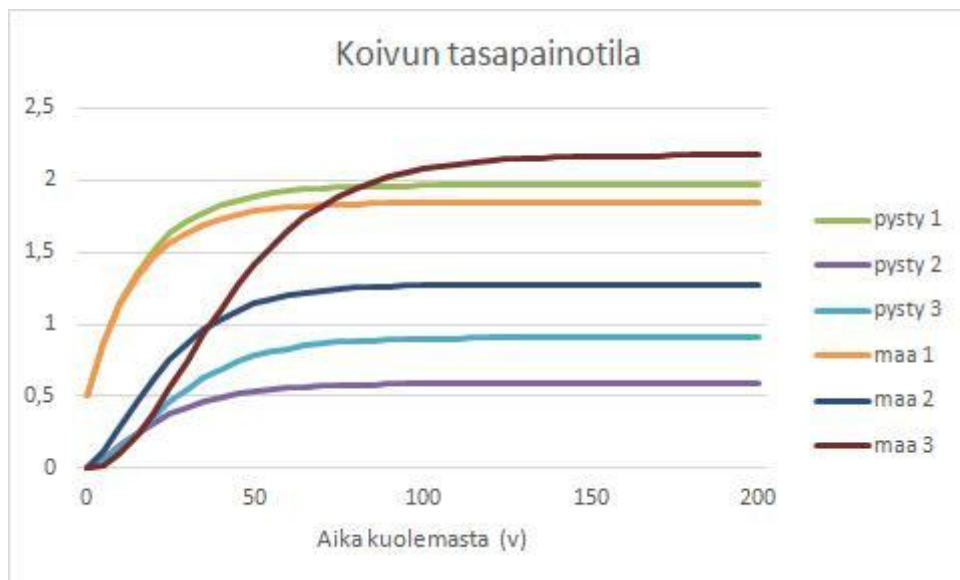
Kuva 7. Lahopuun jakautuminen laholuokkiin tasapainotilassa.



Kuva 8. Männyn tasapainotila.



Kuva 9. Kuusen tasapainotila.



Kuva 10. Koivun tasapainotila.

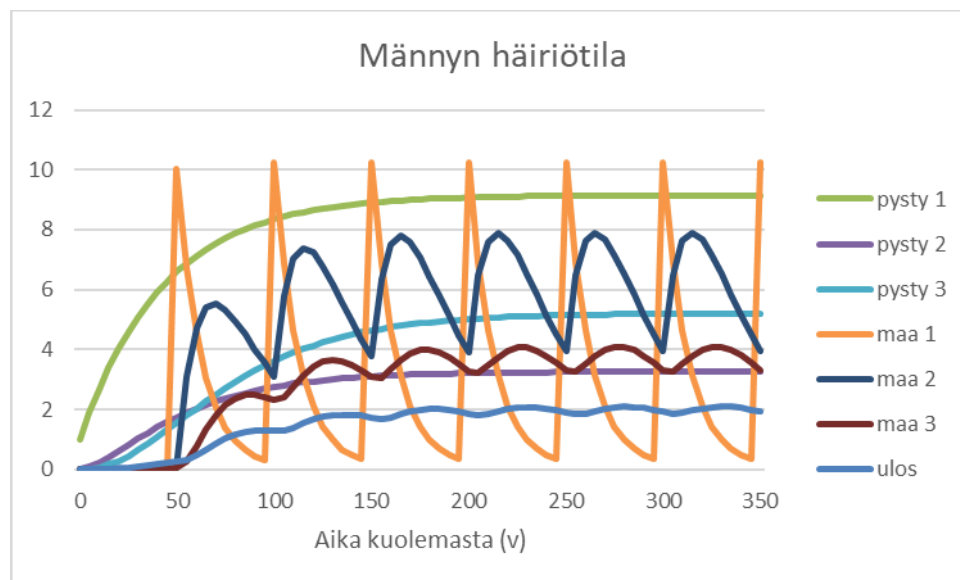
4.4 Häiriösyklit

Luonnonoloissa puiden kuolemista tapahtuu jatkuvasti pienien häiriöiden, kuten kilpailutilanteiden ja sääolosuhteiden muuttuessa, sekä suuremmissa mittakaavassa muun muassa metsäpalon tai hyönteistuhon osuessa alueelle (Aakala ym. 2009). Tässä tutkimuksessa simuloitiin tilannetta, jossa alueella syötetään jatkuvasti viiden vuoden välein yksi yksikkö kuollutta puuta ensimmäiseen pystylaholuokkaan sekä 50 vuoden välein 10 yksikköä ensimmäiseen maalahuokkaan.

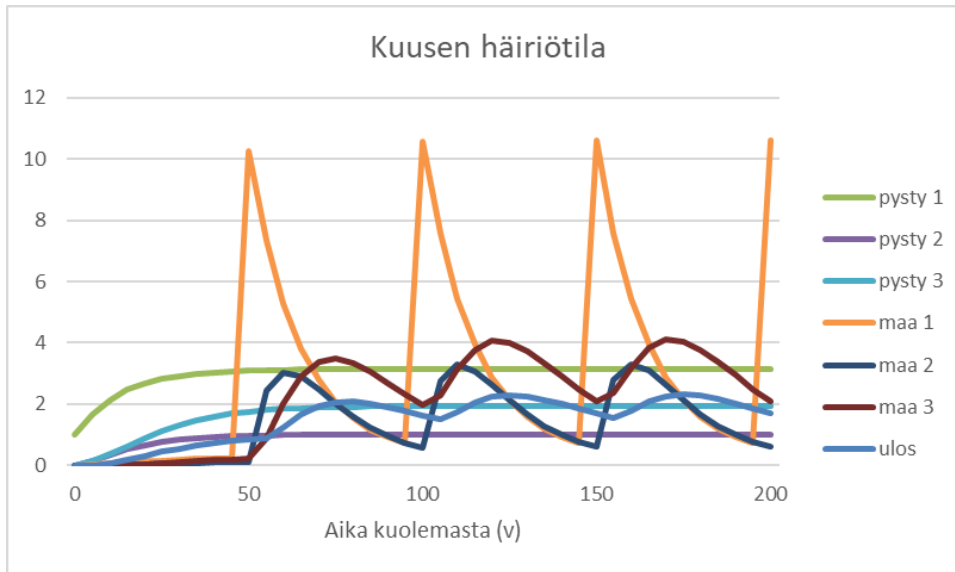
Mänty eroaa taas muista puulajeista selkeästi. Pystypuiden määrä tasapainottuu, koska sitä lisätään alueelle tasaisesti ja männyllä ensimmäinen laholuokka eli tuoreet pystylahopuut nousevat valta-asemaan (kuva 11). Maapuiden ensimmäinen laholuokka vähenee melko nopeasti puiden kaatuessa tai siirtyessä toiseen tai kolmanteen pystylaholuokkaan. Toisessa maalaholuokassa säilyy paljon puita tasaisella häiriöesiintymisellä.

Kuusella eri laholuokat ja –tyypit ovat mäntyä tasaisemmin jakaantuneet (kuva 12). Pystypuiden ensimmäinen laholuokka on tasaisesti yksi runsaimmista lahotyypeistä, mutta kaikkien maalahopuiden määrät ylittävät sen aina hetkellisesti 50 vuoden välein, kun malli lisää alueelle 10 yksikköä ensimmäisen laholuokan maapuita. Pystylahopuista toisen laholuokan puut pysyvät selvästi vähälukuisimpana lahotyyppinä.

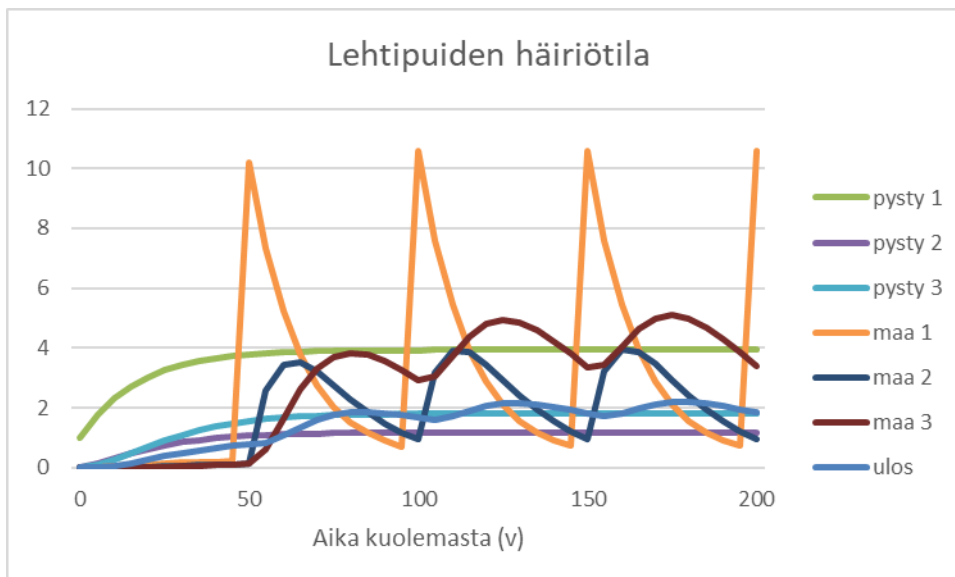
Koivun laholuokittainen jakauma tasaisin häiriösyklein muistuttaa paljon kuusen mallia (kuva 13). Myös koivulla ensimmäinen pystylaholuokka nousee valta-asemaan, mutta häiriön jälkeen kaikki maalaholuokat nousevat samalle tasolle tai sen yli runsaudessa. Toinen pystylaholuokka jää tasapainotilaan vähäisimmäksi lahotyypiksi.



Kuva 11. Männyn laholuokittainen jakauma toistuvassa häiriötilanteessa.



Kuva 12. Kuusen laholuokittainen jakauma toistuvassa häiriötilanteessa.



Kuva 13. Koivun laholuokittainen jakauma toistuvassa häiriötilanteessa.

5 Tulosten tarkastelu

5.1 Pystypuiden kaatumistodennäköisyys

Kaatumistodennäköisyydet laskettiin yksinkertaisesti vertaamalla pystyssä olevien lahopuiden määrää kaikkiin lahopuihin. Suhteuttamalla pystyssä säilyvien puiden määrä viipymän pituuteen voitiin arvioida puun todennäköisyys kaatua tiettyä aikana. Luontaisissa oloissa tapahtuvaa vaihtelua puiden kuolintavassa ja sitä seuraavassa lahoasennossa, eli jääkö puu pystyyn lahoamaan vai kaatuuko se ja pysyykö runko ehjänä, ei tässä käytetty kaatumistodennäköisyys huomioi. Kaatumismahdollisuus haluttiin kuitenkin lisätä siirtymämatriisiin, joten muun muassa joitakin koivun ja männyn kaatumistodennäköisyyksiä jouduttiin vähäisesti muokkaamaan, jotta malli saatiin toimimaan. Mallinnusten perusteella voidaan, todeta, että nämä muokkaukset eivät olennaisesti vaikuttaneet tulosten perusteella tehtyihin johtopäätöksiin.

Alhaiset kaatumistodennäköisyydet kaikilla puulajeilla todistavat lahopuuston pysyvän pitkään pystyssä luonnontilaisessa pohjoisboreaalisisessa metsässä. Saman suuntaisia tuloksia sai Holeksa ym. (2008), jotka subalpiinisessa metsässä laskivat 40 prosenttia kuolleista kuusista pysyvän pystyssä vähintään 30 vuotta kuoleman jälkeen, Mäkisen ym. (2006) mukaan eteläisessä Suomessa puut kaatuisivat viimeistään 40 vuoden kuluttua kuolemasta. Toisaalta Krankina ja Harmon (1995) laskivat, että suurin osa kuusista kaatuisi viimeistään 10 vuotta kuoleman jälkeen. Prosentuaalisesti pystypuiden vuotuinen todennäköisyys kaatua vaihteli 0 – 3 %. Männyn kaatumistodennäköisyyden voisi olettaa olevan pieni ottaen huomioon männyn syvälle ulottuvan juuriston. Koivujen vähäinen näytemäärä heikensi tulosten luotettavuutta, mutta kuusenkaan osalta todennäköisyydet eivät olleet sen suurempia. Kuusen ensimmäisestä pystylaholuokasta vuosittain n. 3 % todennäköisesti kaatuu ja siirtyy ensimmäiseen maalaholuokkaan.

5.2 Lahoamisnopeus

Tarkasteltaessa puiden todennäköisyyksiä pysyä samassa laholuokassa tai siirtyä toisiin luokkiin huomataan, että kaikkein todennäköisintä on, että puu säilyy samassa laholuokassa viiden vuoden jälkeen. Havupuiden menettäessä kaar-

nansa, niiden kuiva puuaines ei ole optimaalinen lahottajasienten toiminnalle (Harmon ym. 1986, Stokland ym. 2002). Erityisesti männyn todennäköisyys säilyä samassa laholuokassa viiden vuoden jälkeen on korkea; todennäköisyyksien vaihdellessa 67 % - 90 % välillä. Kuusella todennäköisyydet vaihtelevat 50 – 71 % ja koivulla 55 – 77 % välillä.

Todennäköisyys siirtyä kaksi laholuokkaa eteenpäin viiden vuoden aikana näytetään pienenä. Ainoastaan kuusen pystypuilla laholuokassa 2 eli keskinkertaisesti lahonneilla puilla on n. 31 % todennäköisyys siirtyä kaksi laholuokkaa eteenpäin ja siirtyä viimeiseen laholuokkaan. Muiden lajien ja runkomuotojen todennäköisyydet kahden laholuokan hyppäykseen ovat alle 10 %.

Tästä voidaan päätellä, että lahoaminen on melko hidasta kyseisillä kasvupaikoilla. Viiden vuoden aikajänne laholuokittaiseen siirtymiseen on sen verran lyhyt, että todennäköisyydet laholuokittaisiin siirtymiin ovat pieniä, koska aineistona on näinkin pohjoisessa sijaitsevat lahopuut. Erityisesti vanhojen mäntyjen mahdollisuus keloutua (Leikola, 1969 ja Niemelä ym. 2002) saattaa aiheuttaa pitkiä viipyämiä samassa laholuokassa.

400 – 500 vuotta vanhan männyn keloutumista edeltää vuosikymmeniä kestävä hitaan kasvun vaihe sekä kuolema (Leikola, 1969). Pystyasentoon kuolleen männyn lahoamisolosuhteet poikkeavat huomattavasti kaatuneen puun olosuhteista; maasta nouseva ja kasvillisuuden sitoma kosteus nopeuttaa lahoamista edesauttamalla hajottajien toimintaa (Mäkinen ym. 2006 ja Holeksa ym. 2008). Mäntyjen osalta onkin nähtävissä kolmannen laholuokan runsas esiintyminen ja dominointi erityisesti pystypuiden osalta lahoamisen edetessä. Tämä kuvaa mäntyjen mahdollisuutta keloutumiseen ja lahonkestävän pihkan kykyyn torjua lahottajia, jolloin lahoaminen hidastuu merkittävästi (Stokland ym. 2002). Toisaalta männyllä näkyi eroa viipymien pituudessa pysty- ja maalahopuiden välillä. Pystyssä lahoavat puut viipyvät huomattavan pitkään ensimmäisessä laholuokassa, toisen laholuokan ollessa lyhyin ja viipymän taas kasvaessa viimeisessä laholuokassa. Maahan kaatuneiden mäntyjen lahoaminen näyttäytyy jopa päinvastaiselta; ensimmäisen laholuokan viipymä on lyhyin, toisen pisin ja kolmannessa laholuokassa maapuut viipyvät vain vähän ensimmäistä kauemmin.

Mäntyjen tiedetään kykenevän estämään lahottajien toimintaa mekaanisesti paksun kaarnansa ja kemiallisesti pihkalla kyllästetyn runkonsa toimesta (Stokland ym. 2002). Tämän tutkimuksen laholuokituksen mukaisesti siirtymä 2. laholuokasta laholuokkaan 3 vaatii suurimpien oksien karsiutumisen ja siinä männyn pystypuut antavat suhteellisen nopeasti periksi, mutta siirtymää ensimmäisestä luokasta toiseen eli pienimpien oksien pudottamista mänty vastustaa tehokkaasti edellä mainituin keinoin. Oksien karsiutumisen jälkeen poistuminen pystylaholuokasta 3 vaatii taas suhteellisen paljon aikaa eikä männyn kaatuminenkaan ole kovin todennäköistä (1%).

Kuusen lahoaminen verrattuna mäntyyn näyttäytyy selvästi nopeampana ja on melko lähellä koivun lahoamisnopeutta ollen myös sitä nopeampi. Esimerkiksi Krankina ja Harmon (1995) sekä Mäkinen ym. (2006) huomasivat männyn ja kuusen lahoavan yhtä nopeasti, mutta koivun selvästi näitä nopeammin. Pystypuiden osalta molemmilla, koivulla ja kuusella, ensimmäinen laholuokka pitää valta-asemansa ja maapuilla kolmas laholuokka on selkeästi reiluimmin edustettuna. Lahoamisaika kunnes 95 % lahopuumateriaalista on täysin lahonnut tai siirtynyt viimeiseen laholuokkaan ovat koivun maa- ja pystypuille 105 vuotta ja kuusen molemmille lahoasennoille 85 vuotta. Holeksa ym. (2008) mukaan kuusen lahoaminen subalpiinisessa metsässä nopeutuu puun joutuessa kosketuksiin maan kanssa. Tämän tutkimuksen tulosten mukaan kuusella ei ole nähtävissä samankaltaista eroa pysty- ja maapuiden lahoamisnopeudessa kuin männyllä, jolla pystypuiden 95 % poistuminen laholuokituksesta kesti 70 vuotta, eli kolmasosan, kauemmin kuin maapuilla. Myös Krankina ja Harmon (1995) laskevat sekä maassa lahoavien kuusten että mäntyjen biomassan vähenevän selvästi nopeammin kuin pystylahopuiden.

5.3 Lahopuuston tasapainotila

Laholuokittainen tasapainotila kuvaa sitä, mitkä laholuokat ovat runsaimpia, mikäli lahopusyöte alueelle pysyy tasaisena. Käytännössä malli nostaa esiin laholuokat, joissa on pisin viipymä, eli kuinka kauan puu lahoaa ennen siirtymistä seuraavaan luokkaan. Esimerkiksi männyn tasapainotilaa dominoi pystylahopuun ensimmäinen laholuokka ja taulukosta 1 voidaan todeta, että kyseisen laholuokan viipymä on 48 vuotta, seuraavaksi pisin viipymä, 31 vuotta, löytyy toi-

sesta maalahopuuluokasta, joka onkin toiseksi runsain lahopuutyyppi. Tämän tutkimuksen laholuokitus perustuu rungon oksaisuuteen eli männyn viimeisen laholuokan vähäisyys voisi viitata siihen, että lahoavalla männyllä on kyky säilyttää oksansa pitkään. Oksien viimein karsiutuessa puumateriaali on jo pehmentynyt ja lopullinen lahoaminen olisi melko nopeaa. Tätä ajatusta tukee myös männyn keskimäärin pisimmät viipymät sekä pysty- että maapuiden osalta.

Kuusen ja koivun tasapainotilat (kuvat 9 ja 10) muistuttavat toisiaan, aivan kuten lahoamisnopeudet. Kolme samaa lahopuutyyppiä esiintyvät runsaimpina, järjestyksen vain erotessa; kuusella runsaimpana ensimmäinen maalaholuokka, koivulla kolmas maalaholuokka. Edellisten lisäksi ensimmäinen pystylaholuokka on kolmas tasapainotilan voittajista. Kuusella ja koivulla vähiten runsaana esiintyy pystypuiden toinen laholuokka, saaden molemmilla vain 6 % kokonaislahopuuston määrästä (kuva 7). Koivun osalta, johtuen vähäisestä näytemäärästä (2 kpl), tästä ei voida vetää tarkempia johtopäätöksiä, mutta kuusella pystylahopuita 2. luokassa oli 27 kpl. Kuusen viipymä kyseisessä laholuokassa on vain kahdeksan vuotta ja samalla kaikkein lyhyin koko tutkimuksessa. Kuusi siis näyttäisi poistuvan suhteellisen nopeasti kyseisestä laholuokasta. Kuusen pidemmät viipymät ensimmäisessä ja kolmannessa laholuokassa, sekä pysty- että maapuiden osalta, viittaavat kuusen lahoamisnopeuden muuttuvan lahoamisen eri vaiheissa.

5.4 Häiriöiden vaikutus lahopuustoon

Lahopuuston määrää ja laholuokittaista laatua tutkittiin yhdistämällä pysty- ja maalahopuut ja syöttämällä malliin 50 vuoden välein 10 yksikköä kuollutta maapuuta ensimmäiseen laholuokkaan sekä viiden vuoden välein yksi yksikkö kuollutta pystypuuta ensimmäiseen laholuokkaan. Tällä pyrittiin kuvaamaan luonnonoloissa tapahtuvaa jatkuvaa kilpailutilannetta tai esimerkiksi puiden kuolemista kuivuuden takia sekä 50 vuoden välein esiintyvää myrskytuhoa.

Männyn ensimmäisen pystylaholuokan sekä toisen maalaholuokan suuret osuudet näyttäytyvät tässäkin mallissa. Männyn verrattain pitkien viipymien ja hitaamman lahoamisen johdosta sen häiriötilanteen mukainen lahopuun absoluuttinen määrä on selkeästi suurempi kuin kuusella tai koivulla. Riittävän tiheillä

ja tuhoisilla häiriöillä metsässä esiintyisi hyvin kattavasti männyn eri-ikäistä ja -laatuista lahoppuustoa. Myös kuusella ja koivulla häiriökuvaajista tulee ilmi, että 50 vuoden välein esiintyvä voimakas häiriö kykenee ylläpitämään kattavaa lahoppuudynamiikkaa.

5.5 Eroavaisuudet puulajien välillä

Puulajeittain mänty osoittautui hitaimmin lahoavaksi. Samansuuntaisia tuloksia on saatu ennenkin ja männyn on todettu pystyvän suojautumaan lahoamiselta erityisen hyvin muun muassa vastustamalla kaatumista kuoleman jälkeen (Siitonen ym. 2000) ja antibakteeristen aineiden ja pihkan avulla (Stokland ym. 2012). Tässä tutkimuksessa ei huomioitu lahoppuun kokoa, joka sekin saattaa vaikuttaa lahoamisnopeuteen (Harmon, 1986 ja Holeksa ym. 2008). Toisaalta Mäkinen ym. (2006) eivät havainneet näin suurta eroa kuusen ja männyn lahoamisnopeudessa eteläisessä Suomessa.

Koivun on aiemmin todettu lahoavan havupuita nopeammin (Krankina ja Harmon, 1995 ja Mäkinen ym. 2006). Tämän tutkimuksen pienen otannan perusteella koivun lahoaminen on hieman hitaampaa kuin kuusen, sekä pysty- että maapuiden osalta. Tätä saattaa selittää käytetty lahoppuuluokittelu, jonka perustana on rungon oksaisuus; oksien voidaan olettaa lahoavan ja katkeavan ensimmäisinä (Harmon ym. 1986) ja näin laholuokituksen määrittely olisi mahdollisimman yksinkertaista. Oksaisuus ja erityisesti lehtipuiden epäsäännölliset, sivuille harottavat oksat saattavat edesauttaa rungon pysymistä erossa maanketuksesta ja maasta nousevasta kosteudesta hidastaen lahottajien toimintaa. (Holeksa ym. 2008 ja Stokland ym. 2012).

Kuusen pystypuiden nopeampaa lahoamista verrattuna maapuihin voisi myös selittää käytetyn laholuokituksen kriteeri eli oksaisuus. Pystypuut altistuvat tuulelle ja viereisten puiden hankaamiselle, jolloin ne saattavat karsiutua maassa makaavia runkoja herkemmin ja näin siirtyä seuraavaan laholuokkaan. Kuusen pystypuiden viipymät eivät eroa maapuiden viipymistä kovin selkeästi, kuten samaa Kazkimin kuusiaineistoa hyödyntäneessä Aakalan (2010) tutkimuksessa havaittiin. Kuusen pystypuiden viipymät laholuokissa 1 - 3 olivat 20, 8, ja 10 vuotta, maapuilla vastaavasti 15, 9, ja 14 vuotta.

Männyn pystypuiden erittäin hitaan lahoamisen taustalla on todennäköisesti mäntyjen ominaisuus keloutua pohjoisissa oloissa (Leikola 1969). Keloutuessaan puu kuolee hyvin hitaasti ja kuivahtaa pystyyn. Tällöin puuainekseen kerääntyy runsaasti pihkaa, joka suojaa puuta lahottajilta. Kelon värjää erilaiset sinistäjä sienet, jotka eivät kuitenkaan lahota puuta (Niemelä ym. 2002). Tarkasteltaessa männyn viipymiä huomataan tulosten viittaavan siihen, että männyn pystypuiden lahoamisnopeus olisi kuoleman jälkeen hidasta, sen jälkeen nopeampaa ja hidastuisi taas lahoamisen loppuvaiheessa; viipymien ollessa ensimmäisessä laholuokassa 48 vuotta, 2. laholuokassa 18 vuotta ja 3. laholuokassa 28 vuotta. Tämä vastaisi Mäkisen ym. (2006) sekä Holeksan ym. (2008) saamia tuloksia siitä, että lahoaminen ei ole tasaisella nopeudella etenevä prosessi. Toisaalta männyn maapuiden viipymät ovat päinvastaisessa järjestyksessä. Ensimmäinen laholuokka on lyhyin, 13 vuotta, toinen pisin, 31 vuotta, ja kolmas 17 vuotta.

Tulosten mukaan kaikkien puulajien lahoamisnopeus näyttäytyy selkeästi hitaammalta verrattuna Etelä-Suomesta saatuihin tuloksiin. Mäkinen ym (2006) laskivat lahopuun totaalisen häviämisen kestävän männyllä ja kuusella 60 - 80 vuotta ja koivulla 25 - 40 vuotta. Kara (2015) tutki lahoamista metsänhoidollisesti käsitellyillä alueilla ja laski 95 % lahopuuston häviämisen kestävän männyllä 39 - 90 vuotta, kuusella 51 - 77 vuotta ja lehtipuilla vastaavasti 30 - 72 vuotta. Edellä mainittujen tutkimusten aineistot ovat kerätty alueilta, joiden vuotuinen lämpösumma on suurempi kuin tämän tutkimuksen alue, josta johtuen lahoamisen voi olettaa olevan nopeampaa (Mackensen ym. 2003).

Maapuiden kaatumisajankohtaa ei tämän tutkimuksen puitteissa pystytty määrittämään eikä siten niiden lahoamista pystyasennossa ennen kuin ne ovat kaatuneet.

5.6 Tulosten luotettavuus

Tuloksia tarkastellessa tulee huomioida joidenkin laholuokkien vähäinen aineisto. Vaikka laholuokkia yhdisteltiin, esimerkiksi mitattuja maassa lahoavia koivuja, joista kyettiin määrittelemään kuolemasta kulunut aika ja jotka määriteltiin laholuokkaan 1, oli ainoastaan kolme kappaletta. Toisaalta vähäinen koivujen

määrä kertoo myös alueiden yleisestä havupuuvaltaisuudesta ja siitä että lehtipuiden lahoaminen on erilaista havupuihin verrattuna. Lehtipuussa lahoaminen käynnistyy jo puun eläessä ja voi edetä hyvinkin pitkälle ennen kuin puu voidaan määritellä kuolleeksi. Tällöin kuolleen puun iän ja kuolemasta kuluneen ajan määrittäminen tulee vaikeaksi, koska lahoaminen on jo edennyt pitkälle.

Laholuokitus tehdään maasto-olosuhteissa ja on aina luokittelijan subjektiivinen arvio. Tässä tutkimuksessa käytetty laholuokitus on pyritty tekemään mahdollisimman selkeäksi, jolloin tulokinnanvaraa syntyisi mahdollisimman vähän. Koko aineiston laholuokituksen on määritellyt lisäksi sama maastomittaja. Lahopuustoa mitattaessa täytyy huomioida virhemahdollisuus, joka yksittäistä mittauksertaa vääristää; metsästä mitattiin vain sillä hetkellä löytyneet puut. Tästä syystä nopeasti lahoavat puut saattavat olla vähemmistönä ja näytemäärät viimeisissä laholuokissa suhteessa liian suuria (Harmon ja Sexton, 1996).

Siirtymämatriisia tehtäessä käytettiin yksinkertaista todennäköisyyslaskentaa, joka ei täysin vastaa muuttuvia luonnonolosuhteita. Esitettyjä lahoamisnopeusmalleja tulisi testata, jotta niiden luotettavuus voitaisiin todeta. Tällöin tulisi tietää jonkin alueen toteutunut kuolleisuusdata ja verrata sitä esitettyihin lahoamisnopeuksiin (Kruys ym. 2002). Viimeisen laholuokan siirtymäaikaa eli kuinka kauan lahoppuulta kestää lahota totaalisesti ja maatua osaksi maainesta, ei voitu tässä tutkimuksessa simuloida, koska juuri kyseisiltä kasvupaikoilta ei olla aiemmin mitattu lahopuiden totaalista lahoamista, josta olisi voinut laskea lahoamiskertoimen, jonka avulla viimeisen laholuokan pituuden voisi arvioida. Epäsopivan lahoamiskertoimen käyttö vääristäisi tuloksia.

Kaatumistodennäköisyydet laskettiin pystyssä mitattujen puiden suhteesta puiden kokonaismäärään ja on näin ollen karkea arvio kaatumisen todennäköisyydestä verrattuna monimutkaisiin luonnonolojen muuttujiin.

6 Johtopäätökset

Tulosten mukaan puiden lahoaminen pohjoisborealisessa luonnonmetsässä kestää yli 100 vuotta ja männyllä yli 200 vuotta. Tämän ajan lahoppuusto toimii merkittävänä, pitkäaikaisena hiilen varastona ja metsäekosysteemin komponenttina.

Pitkäaikaista tutkimusta lahoamisesta kyseisen tutkimusalueen kaltaisilla alueilla on vielä riittämättömästi, eikä tähän tutkimukseen saatu lisättyä arviota lahoppuuston totaalisesta lahoamisesta, vaan joudutaan tyytymään laholuokkien väliin siirtymäaikoihin ilman arviota viimeisen laholuokan kestosta. Myös puun koon vaikutus lahoamisnopeuteen ja lahoamisen eteneminen erikokoisissa rungoissa ansaitsevat lisätutkimuksia, koska, kuten todettu, aiemmat tutkimukset ovat osin ristiriitaisia.

Näytteiden vähyys osassa laholuokkia ja puulajeja pakotti yhdistämään laholuokkia ja näin teki tulosten vertailusta muiden tutkimusten kanssa hankalampaa. Ilmastolliset olosuhteet ja esimerkiksi männyn erityisominaisuus pysyä pystyssä ja keloutua tyypillisen lahoamisen sijaan mutkistavat lahoamisnopeuden tutkimista ja eritoten eri tutkimusten vertailua. Lahoppuaineistoa tulisi kerätä monipuolisesti erilaisilta kasvupaikoilta ja ilmastollisista oloista, jotta voitaisiin kerätä luotettavaa aineistoa, josta kyettäisiin tekemään malleja tulevaisuuden simulointia helpottamaan. Lehtipuiden lahoamisnopeutta tulisi tutkia pitkäkestoisena, puiden elinajan sisältävän tutkimuksen avulla, jotta saataisiin lisätietoa lehtipuiden lahoamisesta jo ennen kuolemaa.

Lahoppuuston merkitys ympäristölle on kiistaton. Lahoppuun tutkimiseen on viime vuosikymmeninä panostettu, mutta lahoppuudynamiikan kokonaisvaltaista vaikutusta ympäristöön tulisi tutkia lisää. Erityisesti pitkän aikavälin tutkimukset toisivat uutta tietoa muun muassa lahoamisnopeuksista, joista voitaisiin johtaa lahoamiskertoimia erilaisiin ympäristöihin ja ilmastoihin. Laholuokituksen kehittäminen kohti selkeämpää ja helpommin toistettavaa mallia jättäisi tuloksille vähemmän tulkinnanvaraa ja saman laholuokittelun käyttö helpottaisi tutkimusten keskinäistä vertailua.

7 Lähteet

Aakala, T., Kuuluvainen, T., Gauthier, S. & De Grandpré, L. 2008. Standing dead trees and their decay-class dynamics in the northeastern boreal old-growth forests of Quebec. *Forest Ecology and Management* 255(3): 410–420.

Aakala, T., Kuuluvainen, T., Wallenius, T., Kauhanen, H. (2009). Contrasting patterns of tree mortality in late-successional *Picea abies* stands in two areas in northern Fennoscandia. *Journal of Vegetation Science*. 20. 1016 - 1026. 10.1111/j.1654-1103.2009.01100.x.

Aakala T. 2010. Coarse woody debris in late-successional *Picea abies* forests in northern Europe: Variability in quantities and models of decay class dynamics. *Forest Ecology and Management* 260(5): 770–779.

Aakala, T. 2011. Temporal variability of deadwood volume and quality in boreal old-growth forests. *Silva Fennica* 45(5): 969–981.

Aakala, T., Shimatani, K., Abe, T., Kubota, Y., & Kuuluvainen, T. (2016). Crown asymmetry in high latitude forests: disentangling the directional effects of tree competition and solar radiation. *Oikos*, 125(7), 1035-1043.

Boddy, L. 1994. Latent decay fungi: The hidden foe?, *Arboricultural Journal*, 18:2, 113-135, DOI: 10.1080/03071375.1994.9747007

Franklin, J. F., Shugart, H. H., & Harmon, M. E. (1987). Tree death as an ecological process. *BioScience*, 37(8), 550-556.

Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkaemper, G.W., Cromack, K., Cummins, K.W. Julkaisussa: *Advances in Ecological Research* 1986, Vol.15, pp.133-302

Harmon, Mark & Sexton, Jay. (1996). Guidelines for measurements of woody detritus in forest ecosystems. Publication No. 20. U.S. LTER Network Office: University of Washington, Seattle, WA, USA. 73 pp.

Havas, P., & Kubin, E. 1983. Structure, growth and organic matter content in the vegetation cover of an old spruce forest in Northern Finland. *Annales Botanici Fennici*, 20(2), 115-149.

Saatavissa: <http://www.jstor.org/stable/23726119> [Viitattu 29.3.2019].

Holeksa, J. 2001. Coarse woody debris in a Carpathian subalpine spruce forest. *Forstwissenschaftliches Centralblatt*, 120(1), 256-270

Holeksa, J., Zielonka, T., & Żywiec, M. 2008. Modeling the decay of coarse woody debris in a subalpine Norway spruce forest of the West Carpathians, Poland. *Canadian Journal of Forest Research*, 38(3), 415-428.

Holmes, R. 1983. Computer-Assisted Quality Control in Tree-Ring Dating and Measurement. *Tree-Ring Bull* 43:69–77

Hyvärinen, E., Juslén, A., Kemppainen, E., Uddström, A. & Liukko, U.-M. (toim.) 2019. Suomen lajien uhanalaisuus – Punainen kirja 2019. Ympäristöministeriö & Suomen ympäristökeskus. Helsinki. 704 s.

Ihalainen, A. & Mäkelä, H. 2009. Kuolleen puuston määrä Etelä- ja Pohjois-Suomessa 2004–2007. *Metsätieteen aikakauskirja* 1/2009: 35–56.

Kara, T. 2015. Lahopuun määrän ja laadun ennustaminen – UPM-Kymmene Oyj: N FSC-sertifioitujen metsät. pro gradu – tutkielma. Metsätieteiden laitos, Helsingin yliopisto.

Korhonen, K.T., Ihalainen, A., Ahola, A., Heikkinen, J., Henttonen, H.M., Hotanen, J.-P., Nevalainen, S., Pitkänen, J., Strandström, M. ja Viiri, H. 2017. Suomen metsät 2009–2013 ja niiden kehitys 1921–2013. Luonnonvara- ja biotalouden tutkimus 59/2017. Luonnonvarakeskus, Helsinki. 86 s.

Krankina, O.N. & Harmon, M.E. Dynamics of the dead wood carbon pool in northwestern Russian boreal forests. *Water Air Soil Pollution*. (1995) 82: 227. <https://doi-org.libproxy.helsinki.fi/10.1007/BF01182836>

Kruys, N., Jonsson, B. G. & Ståhl, G. 2002. A stage-based matrix model for decay-class dynamics of woody debris. *Ecological Applications* 12(3): 773–781.

Kuuluvainen, T. 1994. Gap disturbance, ground microtopography, and the regeneration dynamics of boreal coniferous forests in Finland: A review. *Annals Zoology Fennici* 31:35–51.

Kuuluvainen T. (2002). Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. *Silva Fennica* vol. 36 no. 1 article id 552. <https://doi.org/10.14214/sf.552>.

Kuuluvainen T, Aakala T. 2011. Natural forest dynamics in boreal Fennoscandia: a review and classification. *Silva Fennica*. 45, 823–841.

Leikola, M. 1969. Havaintoja männyn paksuuskasvun loppumisesta ja puiden keloutumisesta Inarin Lapissa. *Silva Fennica* 3 (1), 50–61.

Liski J., Repo, A., Känkänen, R., Vanhala, P., Seppälä, J., Antikainen, R., Grönroos, J., Karvosenoja, N., Lähtinen, K., Leskinen, P., Paunu, V.-V. & Tuovinen, J.-P. 2011. Metsäbiomassan energiakäytön ilmastovaikutukset Suomessa. *Suomen ympäristö* 5/2011.

Lännenpää, A., Aakala, T., Kauhanen, H., Kuuluvainen, T. 2008. Tree mortality agents in pristine Norway spruce forests in northern Fennoscandia. *Silva Fennica* 42 (2), 151–163.

Mackensen, J., Bauhus, J., Webber, E. 2003. Decomposition rates of coarse woody debris – a review with particular emphasis on Australian tree species. *Australian Journal of Botany* 51(1): 27–37.

- Mielikäinen, K., Nöjd, P., Pesonen, E. ja Timonen, M. 1998. Puun muisti. Kasvun vaihtelu päivästä vuosituhanteen. Metsäntutkimuslaitoksen tiedonantoja 703, 71 s.
- Mäkinen, H., Hynynen, J., Siitonen, J., Sievänen, R. 2006. Predicting the decomposition of scots pine, Norway spruce, and birch stems in Finland. *Ecological Applications* 16(5): 1865–1879.
- Mäkipää, R., Rajala, T., Schigel, D., Rinne, K.T., Pennanen, T., Abrego, N., Ovaskainen, O. 2017. Interaction between soil- and dead wood-inhabiting fungi of an unmanaged Norway spruce stand. *ISME Journal*, <http://doi.org/10.1038/ismej.2017.57>
- Næsset, E. 1999. Relationship between relative wood density of picea abies logs and simple classification systems of decayed coarse woody debris. *Scandinavian Journal of Forest Research* 14(5): 454–461.
- Niemelä T, Wallenius T, Kotiranta H. 2002. The kelo tree, a vanishing substrate of specified wood-inhabiting fungi. *Pol Bot J* 47(2):91–101
- Nissinen, A. ja P. Hari. 1998. Effects of nitrogen deposition on tree growth and soil nutrients in boreal Scots pine stands. *Environmental Pollution* 102: 61-68.
- Renvall, P. 1995. Community structure and dynamics of wood-rotting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in northern Finland. *Karstenia* 35: 1–51.
- Rinne KT, Rajala T, Peltoniemi K, Chen J, Smolander A, ja Mäkipää R. 2016. Accumulation rates and sources of external nitrogen in decaying wood in a Norway spruce dominated forest. *Functional Ecology* 31: 530–541.

Russell, M. B., Weiskittel, A. R. 2012. Assessing and modeling snag survival and decay dynamics for the primary species in the Acadian forest of Maine, USA. *Forest ecology and management*, 284, 230-240.

Schwarze, F., Engels, J., Mattheck, C. 2000. Fungal Strategies of Wood Decay in Trees. 10.1007/978-3-642-57302-6_4.

Siitonen, J. 2001. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example. *Ecological Bulletins* 49: 11–41.

Sippola, A., Siitonen, J., Kallio, R. 1998. Amount and quality of coarse woody debris in natural and managed coniferous forests near the timberline in Finnish lapland. *Scandinavian Journal of Forest Research* 13(1-4): 204–214.

Spies, T.A. 1998. Forest structure: a key to the ecosystem. *Northwest Science* 72, 34–39.

Stokland, J. N., Siitonen, J. & Jonsson, B. G. 2012. Biodiversity in dead wood. Cambridge, UK. Cambridge University Press. 509 s.

Purahong, W., Kapturska, D., Pecyna, M.J., Schulz, E., Schlöter, M., Buscot, F., Hofrichter, M., Krüger, D. 2014. Influence of different forest system management practices on leaf litter decomposition rates, nutrient dynamics and the activity of ligninolytic enzymes: A case study from Central European forests. *PLoS ONE* 9(4): e93700.

Russell, M. B., Weiskittel, A. R. 2012. Assessing and modeling snag survival and decay dynamics for the primary species in the Acadian forest of Maine, USA. *Forest ecology and management*, 284, 230-240.

Spies, T.A. 1998. Forest structure: a key to the ecosystem. *Northwest Science* 72, 34–39.

Stokes, M. A. 1996. An introduction to tree-ring dating. University of Arizona Press.